



JEN  
3868.a

HARVARD UNIVERSITY.



LIBRARY

OF THE

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY.

6692

Exchange.

April 6 — June 25, 1901.



















Jenaische Zeitschrift

für

# NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft  
zu Jena.

---

## Fünfunddreissigster Band.

Neue Folge, Achtundzwanzigster Band.

Mit 17 Tafeln und 17 Abbildungen im Texte.



J Jena,

Verlag von Gustav Fischer

1901.



# I n h a l t.

---

	Seite
BOVERI, THEODOR, Zellen-Studien IV. Ueber die Natur der Centrosomen. Mit Tafel I—VIII und 3 Figuren im Text. . . . .	1
SCHULTZE, L. S., Untersuchungen über den Herzschlag der Salpen. Mit Tafel IX—XI und 5 Figuren im Text . .	221
LINCK, G., Ueber die dunkelen Rinden der Gesteine der Wüsten . . . . .	329
MEYER, ERICH, Der Süßwasserkalk im Pennickenthal bei Jena. Mit 3 Figuren im Text . . . . .	337
JERKE, MAX, Zur Kenntnis der Oxyuren des Pferdes. Mit Tafel XII und 4 Figuren im Text . . . . .	347
v. LINSTOW, Helminthen von den Ufern des Nyassa-Sees, ein Beitrag zur Helminthen-Fauna von Süd-Afrika. Mit Tafel XIII und XIV . . . . .	409
KELLY, AGNES, Beiträge zur mineralogischen Kenntnis der Kalkausscheidungen im Tierreich. Mit Tafel XV und 2 Figuren im Text . . . . .	429
SÜSSBACH, SIEGMUND, Der Darm der Cetaceen. Mit Tafel XVI und XVII . . . . .	495
WALTHER, JOHANNES, Jahresbericht der Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena für das Jahr 1900 . . . . .	543

---





6692.

Jenaische Zeitschrift

für

# NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft  
zu Jena.

---

## Fünfunddreissigster Band.

Neue Folge, Achtundzwanzigster Band.

Erstes bis drittes Heft.

Mit 11 Tafeln und 11 Figuren im Text.

---

### Inhalt.

- BOVERI, THEODOR, Zellen-Studien IV. Ueber die Natur der Centrosomen.  
Mit Tafel I—VIII und 3 Figuren im Text.  
SCHULTZE, L. S., Untersuchungen über den Herzschlag der Salpen. Mit  
Tafel IX—XI und 5 Figuren im Text.  
LINCK, G., Ueber die dunkelen Rinden der Gesteine der Rinden.  
MEYER, ERICH, Der Süsswasserkalk im Pennickenthal bei Jena. Mit  
3 Figuren im Text.
- 

Preis: 20 Mark.

J. Jena,

Verlag von Gustav Fischer.

1901.



Auf der Suche nach der Bouvet-Insel.

Suchen wurde vollständig:  
**Aus den Tiefen**  
des  
**Weltmeeres.**

Schilderungen von der  
deutschen Tiefsee-Expedition.

Herausgegeben von

**Carl Chun.**

Mit 6 Chromolithographien,  
8 Heliogravüren, 32 als  
Tafeln gedruckten Voll-  
bildern, 2 Karten und 390 Ab-  
bildungen im Text.

Preis des vollständigen Werkes:  
brochirt Mk. 18.—, elegant  
gebunden Mk. 20.—.

Ausführliche Prospekte durch  
jede Buchhandlg. zu erhalten.

Frankfurter Zeitung 1900 v. 30. Septbr. No. 270:

... Wenn schon Nansens Werk, das uns eine unbekannte, aber doch an Organismen arme Welt vor Augen führt, so staunenswerte Erfolge hatte, so ist dem Chun'schen Werk eine noch bedeutendere Verbreitung gesichert.

Beilage zur Allgemeinen Zeitung:

... Alle Erwartungen übertreffen die landschaftlichen Photographien, welche als prachtvolle Heliogravüren dem Werk beigegeben sind. ... Doch man sehe selbst! Und man wird zugestehen: Das ist ein Buch, welches man den Wissbegierigen unserer Nation nicht genug empfehlen kann.

Norddeutsche Allgemeine Zeitung:

... Mit regster Aufmerksamkeit und gespannter Anteilnahme wird sich jeder in diese gedanken- und inhaltreiche Darstellung vertiefen, die in glücklichster Harmonie wissenschaftliche Gründlichkeit und Anschaulichkeit mit der Form allgemeiner Verständlichkeit verbindet und hier und da auch vom erfrischenden Hauche des Humors durchweht wird. ...

Man sieht in greifbarer Deutlichkeit die Wunder der fremden Länder aufsteigen. Kurz, eine Fülle von neuer Erkenntnis, die dem Laien bisher verschlossenes Gebiet war.

Neue Pädagogische Zeitung, 1900, No. 11:

Von dem klassischen Werke liegen heute Lieferung 3 und 4 zur Besprechung vor. ... Die Ausstattung der Hefte ist vorzüglich: als ganz hervorragend sind einige Kunstbeilagen (Grenze des Treibeises, Bouvet-Insel, Eisberg, Landschaftsbilder vom Kaplande) zu bezeichnen.

Breslauer Zeitung v. 28. Dezember 1900.

... Alle die guten Erwartungen, die wir bei unserer damaligen Besprechung aussprachen, sie sind in vollem Masse in Erfüllung gegangen; wir haben eine Perle zugleich wissenschaftlicher und populärer Litteratur vor uns.

Münchener Neueste Nachrichten v. 12. Dezember 1900.

... Der bekannte Verlag Gustav Fischer in Jena hat das Chun'sche Werk in geradezu mustergiltiger Weise mit grösster Eleganz und Gedicgenheit ausgestattet und seinen eminenten Wert durch die Beifügung von 6 Chromolithographien, 8 Heliogravüren 32 als Tafeln gedruckten Vollbildern, 2 Karten und 390 Abbildungen im Text noch wesentlich erhöht. Wir können das Chun'sche Werk mit gutem Gewissen als eine der bedeutendsten, textlich wie in Bezug auf die Illustrationen gleich vollendeten Erzeugnisse der deutschen populärwissenschaftlichen Litteratur allgemein empfehlen.



# Zellen-Studien IV.

## Ueber die Natur der Centrosomen.

Von

**Dr. Theodor Boveri,**

Professor an der Universität Würzburg.

Mit Tafel I—VIII und 3 Figuren im Text.

### Einleitung.

Lange Beschäftigung mit den Centrosomen in sehr verschiedenen Tiergruppen hat mich allmählich zu der Ueberzeugung geführt, daß es möglich ist, die mancherlei sich scheinbar widersprechenden Befunde, welche in der Litteratur über diese Bildungen zu Tage getreten sind, bis zu einem gewissen Grade miteinander zu versöhnen und einige Sätze von allgemeinerer Giltigkeit über ihre Morphologie aufzustellen. Zu diesem Behufe soll im folgenden an 4 Objekten der Kreislauf der Centrosomen von einem Punkt ihrer Existenz bis zu dem gleichen Punkt in der nächsten Zellengeneration verfolgt werden, worauf sich durch Vergleichung dieser und anderer, in der Litteratur beschriebener Objekte aus der Verschiedenartigkeit im einzelnen das überall Gleichartige herausheben wird.

Das Bestreben, einen bei der Kern- und Zellteilung so wichtigen Bestandteil unseres Elementarorganismus in allen Phasen seines Bestehens so weit, wie es unsere Untersuchungsmittel nur erlauben, zu analysieren, bedarf keiner Begründung. Doch muß ich gestehen, daß es weniger die bloße morphologische Erkenntnis ist, welche mich in diesem Falle anzieht, als vielmehr die physiologische Bedeutung der Centrosomen, speciell bei der Zellteilung. Schon seit meinen ersten Veröffentlichungen im Jahre 1887 habe ich die Centrosomenfrage wesentlich von dieser Seite behandelt und aus den Geschehnissen in normalen wie in abnormen Zellen physiologische Schlüsse gezogen, auf deren Berechtigung im allgemeinen Teil näher eingegangen werden soll. Gewiß wird hier wie anderwärts, nachdem fürs erste schon der morphologische

Befund eine gewisse physiologische Einsicht gewähren kann, weiterer Fortschritt nur durch das Experiment erreichbar sein, oder richtiger gesagt, durch das Studium in der Natur vorkommender oder künstlich hervorgebrachter Abweichungen von dem normalen Verhalten und der Folgen dieser Abweichungen. Allein hierfür ist eben eine genaue Kenntnis der morphologischen Verhältnisse unerläßliche Vorbedingung. Denn wenn auch die schließliche Entscheidung durch das Experiment geliefert wird, müssen wir doch vor allem wissen, womit wir experimentieren.

Dieses Bedürfnis war es hauptsächlich, was mich veranlaßte, dem \*Seeigel-Ei eine besonders ausführliche Untersuchung zu widmen. Dieses Objekt steht hinsichtlich der Klarheit und Sicherheit, mit der sich die Centrosomen und ihre Veränderungen demonstrieren lassen, anderen Zellen weit nach. Aber als günstigstes Experimentalobjekt, welches überdies im Leben mehr von den Wirkungen der Centrosomen erkennen läßt als die meisten anderen Zellen, verlangt es die minutiöseste Untersuchung, die sich freilich auch insofern verlohnt, als wir hier einen besonderen Typus der Centrosomenteilung finden, der uns in den Stand setzt, andere sich ferner stehende zu verbinden. — Für die Wahl eines zweiten Objektes, des *Ascaris*-Eies, waren vor allem historische Gründe maßgebend. Es mußte mit den modernen Hilfsmitteln geprüft werden, was von den alten Befunden an diesem Objekt, das die erste Grundlage für die Centrosomenlehre gebildet hat, noch zu Recht besteht. — Ganz allgemein aber waren, der Natur der Untersuchung gemäß, nur solche Zellen in Betracht zu ziehen, die sich durch ihre Größe und die Größe ihrer Teile auszeichnen, die weiterhin in rascher und nachweisbar normaler Teilung begriffen sind und endlich in so großen Mengen zur Verfügung stehen, daß alle Stadien zur Beobachtung kommen müssen. Solche Zellen sind die Ovocyten und manche Spermatocyten, die Eier und Blastomeren, welche überdies bei vielen Organismen durch die fast absolute Gleichzeitigkeit, mit der sich große Mengen von ihnen zur Teilung bringen lassen, die Möglichkeit gewähren, die Succession der Stadien mit voller Sicherheit zu bestimmen.

Ueberblickt man die neuere Litteratur über die Cytocentren, so zeigt sich, daß sich die Studien auf diesem Gebiet in zwei Richtungen gespalten haben. Die eine sucht die Centrosomen in den — zumeist ruhenden — Zellen des erwachsenen Organismus oder auch des bereits weiter vorgeschrittenen Embryo auf. Sie

fördert unsere Kenntnisse vor allem hinsichtlich des Vorkommens der Centrosomen überhaupt; dann aber ist sie dazu berufen, über die Lage des Centrosoms in der ruhenden Zelle und die Beziehungen, die es geometrisch oder strukturell zu anderen Zellteilen einnimmt, Aufschlüsse zu geben, worüber ja in Zellen, die unmittelbar von einer Teilung zur nächsten schreiten, nichts zu ermitteln ist. Durch Feststellung solcher Beziehungen wird diese Richtung auch physiologische Ergebnisse zu Tage fördern oder wenigstens den Weg zu solchen zeigen können, insofern aus gesetzmäßigen Lageverhältnissen und Verbindungen Schlüsse über die Funktion abzuleiten sind.

Die andere, ältere Richtung der Centrosomenforschung beschäftigt sich mit Zellen, die in rapider Teilung begriffen sind, wie Eiern und Furchungszellen. Sie sucht die Centrosomen in ihrem ganzen Kreislauf zu verfolgen und, soweit sie kann, ihre Rolle bei der Kern- und Zellteilung und, was damit aufs engste zusammenhängt, bei der Befruchtung zu ermitteln. Dieser Seite wird aber weiterhin auch die Aufgabe zufallen, in der Frage nach der Struktur der Cytocentren das entscheidende Wort zu sprechen. Denn sie hat es mit den größten Zellen zu thun, in denen auch die Centren am größten und am leichtesten zu analysieren sind; außerdem aber steht ihr, nach der Natur ihrer Objekte, der ganze Cyklus in den minimalsten Abstufungen und in vielen Fällen in gesicherter Reihenfolge zur Verfügung, und sie vermag oft, wenn ein Stadium, für sich allein betrachtet, der Deutung Schwierigkeiten bereitet, durch Vergleichung mit den vorausgehenden und folgenden die Lösung zu erbringen. Sich gegenwärtig zu halten, was jeder dieser beiden Zweige zu leisten vermag, wird nicht ohne Nutzen sein; mancher Gegensatz ist dadurch entstanden, daß die eine Richtung Fragen entscheiden zu können glaubte, die in die Kompetenz der anderen gehören.

Es ist mir neuerdings gelungen, wovon unten ausführlicher die Rede sein wird, in den Eiern und Blastomeren von *Ascaris* die Centrosomen im Leben zu sehen, allerdings nur in denjenigen Stadien, wo sie durch besondere Größe ausgezeichnet sind. Allein auch so ist die Beobachtung für einige Streitfragen von Bedeutung. Denn, wie ich schon früher betonte (17, S. 61), sind die Centrosomen nicht resistente Gebilde, die sich mit Leichtigkeit dem lebenden Zustand entsprechend konservieren lassen; ein Satz, den die seitherigen Veröffentlichungen in der schlagendsten Weise be-



stätigt haben. Wie wechselnd sich das Centrum der Astrosphäre bei verschiedener Konservierung und gar erst unter der so trügerischen Variabilität der Eisenhämatoxylinfärbung darstellen kann, geht daraus hervor, daß, wie es wiederholt vorgekommen ist, dasjenige, was der eine Autor an seinen Präparaten aufs deutlichste sieht, von einem anderen auf Grund anderer Präparate als nicht existierend bezeichnet wird. Es wird eine Hauptaufgabe der folgenden Untersuchungen sein, Gegensätze dieser Art aufzuklären.

Handelt es sich in dem eben Gesagten um Kontroversen der Centrosomenforscher untereinander, so sind diese Autoren kürzlich alle gemeinsam von einem Urteil getroffen worden, welches auf Grund ausführlicher Erörterungen der Botaniker A. FISCHER (38) gefällt hat und das sich kurz dahin zusammenfassen läßt, daß es Centrosomen als spezifische Gebilde überhaupt nicht giebt, und daß somit auch alles, was über ihre Funktion behauptet worden ist, einfach dahinfällt. Bevor ich die Gründe für dieses Urteil untersuche, halte ich es für ersprießlich, das, was sich als das Allgemeinste und Wesentlichste an der Centrosomenlehre angeben läßt, in den Hauptzügen hierherzusetzen. Ich thue dies mit den Worten, in welche ich im Jahre 1887 (11, S. 153 ff.) meine Ergebnisse zusammengefaßt habe. Obgleich in dieser Darstellung einige Punkte specieller ausgedrückt sind, als wir dies heute, wo wir eine gewisse Variabilität der Phänomene kennen gelernt haben, thun würden, spricht sie das Essentielle meines Standpunktes doch auch jetzt noch vollkommen aus.

„Das Centrosoma, das bisher nur als Polkörperchen der Spindel bekannt war, ist ein selbständiges dauerndes Zellenorgan, das sich, gerade wie die chromatischen Elemente, durch Teilung auf die Tochterzellen vererbt. Es repräsentiert das dynamische Centrum der Zelle; durch seine Teilung werden die Centren der zu bildenden Tochterzellen geschaffen, um die sich nun alle übrigen Zellbestandteile symmetrisch gruppieren. Jedes Tochtercentrosoma zieht die Hälfte des Archoplasmas um sich zusammen und belegt mit Hilfe dieser in Fädchen ausstrahlenden Substanz<sup>1)</sup> die eine Seite eines jeden Kernelements, d. i. das eine der beiden im Mutterelement

---

1) Statt dessen würde man jetzt sagen: Um jedes Tochtercentrosoma entsteht aus gewissen Bestandteilen des Zellkörpers eine Astrosphäre, und es differenzieren sich in manchen Fällen aus dem Kerninhalt ähnliche Fasern, die gleichfalls auf die Centrosomen centriert sind.

vorbereiteten Tochterelemente, mit Beschlag, um dasselbe möglichst nahe an sich heranzuziehen<sup>1)</sup>. Indem das noch ungeteilte Element diese Einwirkung von beiden Seiten in gleicher Weise erfährt, wird es möglichst in die Mitte zwischen beiden Centrosomen, gewissermaßen auf die Grenze der von diesen beiden Körperchen beherrschten Gebiete geführt, und so entsteht die chromatische Aequatorialplatte, die durch die Teilung der einzelnen Elemente in zwei parallele Platten zerfällt, welche nun infolge der entgegengesetzt gerichteten Bewegung der beiden Centralkörperchen voneinander entfernt werden<sup>2)</sup>. Wie die Aequatorialplatte, so gelangt auch die unter dem Namen der Zellplatte bekannte Scheidewand des Protoplasmakörpers sowie die Einschnürung der Zelloberfläche in der auf der Verbindungslinie der beiden Centrosomen in deren Mitte senkrechten Ebene zur Ausbildung.

Das Centrosoma ist das eigentliche Teilungsorgan der Zelle, es vermittelt die Kern- und Zellteilung.

Die aktive Thätigkeit des Kernes bei der Teilung besteht lediglich in der Kontraktion des Gerüsts in die kompakten chromatischen Elemente und in der Teilung dieser Körper. Allein dieser Prozeß, so wesentlich er auch ist, würde für sich allein nicht zu einer Kernteilung, sondern nur zu einer Verdoppelung der Zahl der chromatischen Elemente in einem einzigen Kern führen. . . . Für die Entstehung zweier Kerne aus einem einzigen ist es notwendig, daß die durch die Spaltung der chromatischen Elemente gebildeten Tochterelemente so in zwei Gruppen verteilt werden, daß sie beim Uebergang in den Zustand des ruhenden Kernes nicht mehr von einer einzigen Vakuole umschlossen werden können. Diese Trennung geschieht ausschließlich durch die Thätigkeit der Centrosomen und ihrer Archoplasmakugeln.

Am lehrreichsten für die Erkenntnis dieser Beziehungen sind jene wohl stets als pathologisch zu bezeichnenden Fälle, wo mehr als zwei Centrosomen vorhanden sind. . . . Sie führen mich zu dem Schluß, daß sich die Zahl der entstehenden Tochterkerne weder nach der Qualität, noch nach der Quantität der Kernsubstanz richtet, sondern einzig und allein davon abhängt, wie vielen von den vorhandenen Centrosomen es gelingt, sich mit einem Teil der chromatischen Elemente in Verbindung zu setzen und so mit einem der übrigen Centralkörperchen Spindeln zu bilden. Die Kernelemente verhalten sich hierbei genau wie sonst: ein jedes tritt nur mit zwei Polen in Beziehung und teilt sich nicht in so viele Stücke, als Tochterkerne gebildet werden, sondern nur in zwei.

Wie die Kernteilung, so ist auch die Zellteilung eine Funktion der Centrosomen. Es entstehen stets so viele Tochter-

---

1) Wobei allerdings ein gewisser Abstand nicht überschritten wird.

2) Hierzu kann sich noch eine Verkürzung der ziehenden Fasern gesellen, ja diese spielt in manchen Fällen die Hauptrolle.

zellen, als Centrosomen vorhanden sind<sup>1)</sup>, und auch, wenn eines dieser Körperchen bei der Kernteilung leer ausgeht, grenzt es einen Teil der Zellsubstanz für sich ab; es entsteht eine kernlose Zelle, die zu Grunde geht<sup>2)</sup>.“

Fragt man sich, wie ein bewährter Forscher wie A. FISCHER in einem Buch, dessen allgemeine wissenschaftliche Tendenz bei jedem Cytologen freudige Anerkennung finden wird, dazu kommt, das vorstehend Skizzierte und alles, was sich seit 13 Jahren darauf aufgebaut hat, als Irrtum und Phantasie zu bezeichnen, so werden sich folgende Gründe namhaft machen lassen. FISCHER hat durch seine Versuche festgestellt, daß vieles, was wir an Strukturen in konservierten Zellen finden, wie Körner, Fädchen, ja sogar Strahlungen, durch die Einwirkung der histiologischen Reagentien auf Eiweißlösungen hervorgebracht werden kann. Diese Erfahrungen machen ihn, und bis zu einem gewissen Grade mit vollem Recht, sehr skeptisch gegen alles, was sich, ohne im Leben sichtbar zu sein, als Struktur an konservierten Objekten darstellen läßt. Da nun nach FISCHER der Kreislauf der Centrosomen nur aus konservierten Präparaten zusammengesucht ist, so bürgt nichts dafür, daß es nicht lediglich zufällige, vielleicht artificielle Körnchen, zum Teil aus dem Kern ausgestoßene Nukleolen sind, die dann, wenn sie eine der Theorie günstige Lage einnehmen, als „Centrosomen“ in Anspruch genommen werden. — Man hätte erwarten dürfen, daß ein Autor, der über ein großes, von zahlreichen Forschern gepflegtes Arbeitsgebiet ein solches Urteil fällt, die in Betracht kommenden Objekte genauestens untersucht habe, um sich von der Leichtfertigkeit seiner Vorgänger zu überzeugen. Aus FISCHER's Darstellung läßt sich ersehen, daß ihm diese eigene Erfahrung völlig fehlt. Nur so wird es verständlich, wie er dazu kommt, zu sagen, daß er der herrschenden Deutung seine eigene gegenüberstelle. Denn eine Kenntnis der Dinge selbst, über die er hier schreibt, würde ihn belehrt haben, daß es sich bei dem wesentlichen Inhalt der Centrosomenlehre gar nicht um Deutung handelt. Freilich hätte ihm schon eine genauere Ueberlegung klar machen können, daß er sich mit seinen Erörterungen über unsere Frage auf einem Felde bewegt, das der Kompetenz des Protoplasma-

---

1) Dieser Satz ist, wie ich später gezeigt habe (19), wenigstens für das Seeigel-Ei nur mit gewissen Einschränkungen gültig.

2) Die tatsächlichen Nachweise zu diesen Ausführungen, soweit nicht in dem Aufsatz selbst enthalten, finden sich im II. Heft meiner Zellen-Studien. Weiteres in 12, 16 und 19.



technikers völlig entrückt ist. Wenn wir eine Serie von Zellenpräparaten vor uns haben, die nachweislich genau und lückenlos die successiven Stadien konserviert repräsentieren, welche eine Zelle der gleichen Art von einer Teilung zur nächsten im Leben durchläuft, und wenn wir darin Strukturen finden, die in kontinuierlichen Uebergängen einen höchst sinnvollen Kreislauf darstellen, so muß etwas dem Entsprechendes im Leben vorhanden sein. Dazu kommt noch, daß vieles von diesem Lebenden an manchen Zellen auch sichtbar ist. Schon Mitte der 70er Jahre haben BÜTSCHLI und AUERBACH, O. HERTWIG, FOL, FLEMMING u. a. in lebenden Eiern die Strahlensonnen beobachtet, in deren Mittelpunkten das konservierte Objekt die Centrosomen zeigt, und ich selbst vermochte 1888 (12) zum ersten Mal an lebenden Eiern und Blastomeren von Seeigeln zu verfolgen, daß die beiden Radiencentren der karyokinetischen Figur aus einem vorher einfachen Centrum durch Teilung hervorgehen. Würde der Protoplasmaforscher zu dem Resultat gelangen, daß die Körperchen, die wir in unseren Präparaten in den Radiencentren finden, nicht so aussehen wie im Leben, so würde er hierin eine gewisse Autorität beanspruchen können; über die Herkunft und Schicksale dieser Körperchen aber steht ihm von seinem Standpunkt aus kein Urteil zu.

Aehnlich verhält es sich mit dem zweiten Argument FISCHER's, das seinen Untersuchungen über die Grundlagen der Färbungstechnik entsprungen ist. Auch hier hat er, speciell mit dem, was er über die Eisenhämatoxylinfärbung sagt, in vielen Stücken ganz recht; wie nahe ich hier mit ihm übereinstimme, wird aus dem nächsten Kapitel hervorgehen, das lange vor dem Erscheinen von FISCHER's Buch geschrieben war und ja auch nur eine erweiterte Ausführung von früher (17, S. 60 ff.; 46, S. 108) bereits kurz Mitgeteiltem enthält. Aber FISCHER übersieht auch hier den Hauptpunkt, daß nämlich die Eisenhämatoxylinfärbung zwar ein sehr wertvolles Hilfsmittel für das Studium der Centrosomen ist, daß aber die Lehre von der Persistenz und den Wirkungen der Centrosomen von dieser und jeder Färbung unabhängig ist; denn alles Prinzipielle ist schon zu einer Zeit festgestellt worden, wo man diese Körperchen ohne jede Färbung studierte.

Das für FISCHER wichtigste Motiv zu seinem Zweifel ist wohl darin zu suchen, daß er die Angaben über Centrosomen, die von einigen seiner botanischen Fachgenossen gemacht worden sind, als sehr bedenklich erkannt hat. Auch hierin kann man ihm, be-

sonders auf Grund der wertvollen Untersuchungen, die wir STRASBURGER und seinen Schülern (98) verdanken, voll beistimmen. Es kann kaum mehr bezweifelt werden, daß auf pflanzlichem Gebiet Fälle vorliegen, wo in der Ueberzeugung, was für tierische Zellen gilt, müsse auch für pflanzliche gelten, zufällige Strukturen als Centrosomen beschrieben worden sind. Aber ein ganz ähnlicher falscher Analogieschluß, wie er hier in die Irre geführt hat, findet sich nun auch bei FISCHER selbst, indem er der Meinung ist, daß das, was für ein pflanzliches Objekt widerlegt ist, damit für alle Zellen als irrtümlich erkannt sei. Eine solche irrigte Generalisierung mag nahe liegen; die Sicherheit jedoch, mit der wir ihr bei FISCHER begegnen, kann nur aus der auf jeder Seite sich ausprägenden außerordentlichen Unerfahrenheit erklärt werden, mit der er nicht nur den tierischen Objekten, sondern auch dem, was über ihre Centrosomen und deren Wirkung bei der Zellteilung und Befruchtung geschrieben worden ist, gegenübersteht. Ehe man hier weiter mit ihm diskutiert, wird man abwarten dürfen, bis er die notwendigsten Litteraturstudien gemacht haben wird, um überhaupt die Grundlagen zu kennen, auf denen unsere gegenwärtigen Vorstellungen über die Centrosomen und ihre Wirkungsweise ruhen.

Muß sonach diese Kritik als in der Hauptsache gänzlich haltlos abgelehnt werden, so ist die Frage, ob nicht auf Grund anderer Erfahrungen eine Modifikation der herrschenden Anschauungen einzutreten hat. Ich habe hier die speziell von amerikanischen Forschern herrührenden Erfahrungen im Auge, welche auf eine künstliche Erzeugung von Centrosomen hindeuten scheinen und von denen vor allem diejenigen MORGAN's über „Künstliche Astrosphären“ (84, 85) von Interesse sind. Ich werde im allgemeinen Teil auf diese Erscheinungen einzugehen haben; hier genüge die Bemerkung, daß meines Erachtens durch die in Rede stehenden Beobachtungen und Versuche, ihre volle Richtigkeit vorausgesetzt, nur bewiesen wird, daß Strahlungen im Protoplasma auch auf andere Reize als die von Centrosomen ausgehenden entstehen können, und daß solche Pseudosphären unter Umständen mit den echten in Struktur und Wirkungsweise eine über alle Erwartung gehende Uebereinstimmung zeigen. In der Sphärenlehre also werden diese Erfahrungen zu reformieren haben und manchen Theorien ein Ende bereiten. Aber eine zur normalen Zellvermehrung nötige Eigenschaft fehlt den künstlichen Astrosphären durchaus: die regulierte Zahl, und hier scheint

mir eben der Punkt zu sein, wo die Centrosomen als spezifische durch Zweiteilung sich vermehrende Gebilde ihre Unerläßlichkeit dokumentieren <sup>1)</sup>.

Ich halte somit die Möglichkeit, daß sich Centrosomen irgendwo aus indifferentem Protoplasma differenzieren könnten, nach wie vor für höchst unwahrscheinlich und werde in dieser Ueberzeugung auch nicht erschüttert durch die kürzlich veröffentlichten Versuche von J. LOEB (78), welche im Zusammenhang mit denen MORGAN's der Annahme einer durch chemische Einwirkung möglichen Erzeugung von Centrosomen besonders günstig erscheinen könnten. LOEB hat gefunden, daß sich unbefruchtete Seeigel-Eier zu normalen Larven entwickeln, wenn man sie auf etwa 2 Stunden in eine Mischung einer  $20/8$  Normallösung von  $MgCl_2$  mit gleichen Teilen Seewasser und dann wieder in reines Seewasser bringt. Was hierbei im Ei vorgeht, darüber macht LOEB keine Angaben. Nach den Anschauungen, die ich über das Wesen der Befruchtung ausgesprochen habe (11, 16), steht diese Entdeckung LOEB's mit der Frage nach einer Neubildung von Centrosomen in so engem Zusammenhang, daß eine kurze Besprechung hier am Platze sein dürfte. So wichtig und aussichtsreich die Versuche von LOEB sind, so anfechtbar scheinen mir die Schlüsse zu sein, die er daraus gezogen hat. Dies wird sich zeigen lassen, ohne daß man einstweilen etwas von den feineren Vorgängen weiß, die die Einwirkung seiner Lösung im Ei hervorruft <sup>2)</sup>. LOEB kommt zu dem Resultat, daß bei dem Befruchtungsprozeß nicht die Nukleine, sondern die Ionen des Spermatozoon das Wesentliche sind: bringt man zu dem unbefruchteten Ei diese bestimmten Ionen, indem man dem Wasser gewisse Salze zusetzt, so vermögen sie das Spermatozoon zu ersetzen. — Verweilen wir einen Augenblick bei der negativen Seite dieses Ergebnisses, so

---

1) Man möge dies nicht mißverstehen. Ich bin, wie ich von Anfang an (11) betonte, nicht der Meinung, daß der von den Centrosomen abhängige Teilungsmechanismus nicht durch andere Mechanismen vertreten sein könne. Aber wo die Teilung an diese spezifischen Organe geknüpft ist, da können sie, meines Erachtens, nicht durch artificielle Differenzierungen ersetzt werden.

2) Ich habe vor kurzem bei einem Aufenthalt an der russischen zoologischen Station in Villafranca versucht, die LOEB'schen Experimente zu wiederholen, um dabei zu ermitteln, in welcher Weise sich die Teilungsfigur im Ei ausbildet. Es gelang mir aber weder bei *Strongylocentrotus* noch bei *Sphaerechinus*-Eiern, parthenogenetische Entwicklung zu erzielen.



darf ich bemerken, daß ich die Bedeutungslosigkeit der „Nukleine“ (Kernsubstanzen) für die Befruchtung schon vor mehr als 10 Jahren für das Seeigel-Ei nachgewiesen habe, indem ich zeigte, daß einerseits bei Anwesenheit eines Spermakerns der Eikern entbehrlich ist (14), andererseits bei Anwesenheit eines Eikerns der Spermakern gelähmt sein kann, ohne daß die Entwicklung beeinträchtigt ist (12) <sup>1)</sup>.

Was nun die positive Seite von LOEB's Schlußfolgerung anlangt, so geht er stillschweigend von der Voraussetzung aus, daß die Entwicklung des Eies in seinem Experiment genau so durch die Wirkung der Salzlösung veranlaßt wird, wie bei der Befruchtung durch die Wirkung des eindringenden Spermatozoon. Diese Voraussetzung ist jedoch vorläufig nicht begründet. Denn wie, um einen Vergleich zu gebrauchen, ein an einem Abhang stehender eingehemmter Wagen sowohl durch einen vorgespannten ungehemmten Wagen von genügender Masse, als auch durch Lösung seiner Hemmung in Bewegung gesetzt werden kann, ebenso ist, um die Teilung des Eies einzuleiten, gleichfalls ein doppelter Modus denkbar: 1) daß ein gehemmter Teilungsapparat des Eies zur Thätigkeit angeregt und 2) daß ein neuer hineingebracht wird. Bei der Befruchtung ist nach der von mir (11) und in ähnlicher Weise von VEJDOVSKY (100) aufgestellten Theorie das letztere der Fall; das Spermatozoon, das nebenbei unter Umständen auch gewisse Hemmungen löst (vgl. 16, S. 432), bringt ein Centrosoma, d. i. einen neuen Teilungsapparat in das Ei und ersetzt dadurch denjenigen des Eies. Daß es dieses letzteren zur Entwicklung nicht bedarf, habe ich durch meine Versuche über die Befruchtung und Entwicklung rein protoplasmatischer Eifragmente bewiesen (14, 18).

Wenn also LOEB mit der Behauptung, daß gewisse Ionen genau so wirken wie ein Spermatozoon, recht haben sollte, so würde dies, meiner Meinung nach, heißen, daß die Ionen ein Centrosoma von der Qualität eines Spermacentrosoms, oder daß sie 2 Furchungscentrosomen, wie sie dem sich teilenden Ei zukommen, im Eiprotoplasma hervorrufen können. Es würde sich dann bei seinem Experiment, wie bei den MORGAN'schen Versuchen, die ja mit dem gleichen Salz angestellt sind, um die

---

1) Eine zusammenfassende Darstellung dieser Versuche und ihrer Bedeutung habe ich in meinem Aufsatz Befruchtung (16, S. 424—433) gegeben.



Erzeugung künstlicher Astrosphären handeln, nur mit dem fundamentalen Unterschied, daß dieselben in LOEB's Versuch in der Zahl, in der sie auftreten, und in allen Qualitäten vollkommen denen entsprechen, die wir sonst durch Teilung ihrer Centren von einer Zellengeneration auf die nächste überliefert sehen.

Allein es besteht noch eine zweite, von LOEB außer acht gelassene Möglichkeit. Schon 1887, als ich meine Auffassung vom Wesen der Befruchtung zum ersten Mal darlegte, habe ich für die Parthenogenese die Annahme aufgestellt, daß bei dieser selbständigen Entwicklung des Eies die sonst eintretende Rückbildung des Eicentrosoma unterbleibe. Könnte nun nicht die LOEB'sche Parthenogenese des Seeigel-Eies in dieser Weise zu erklären sein? Es liegen ja gerade für das Seeigel-Ei verschiedene Erfahrungen vor, welche mit Entschiedenheit dafür sprechen, daß hier ein „Ovocentrum“ vorhanden ist. Ich citiere hierzu einen Satz, den ich vor 3 Jahren geschrieben habe (19, S. 6): „Aus den Erscheinungen, die O. und R. HERTWIG und besonders neuerdings R. HERTWIG und ZIEGLER . . . . festgestellt haben, geht mit aller Sicherheit hervor, daß diesem Kern (dem Eikern im Seeigel-Ei) ein Centrosoma beigeisellt ist<sup>1)</sup>. . . .“ Bei der Befruchtung spielt dieses Ovocentrum allem Anschein nach gar keine Rolle; gewisse Reize aber (R. HERTWIG, 64, ZIEGLER, 109, BOVERI, 19) bringen es zu einer Wirksamkeit, die freilich in den bisherigen Experimenten eine sehr beschränkte war. Immerhin scheint es mir nach diesen Erfahrungen vorläufig das Nächstliegende zu sein, die LOEB'schen Versuche in der Weise zu erklären, daß der veränderte Salzgehalt des Wassers das Ovocentrum zur Aktivität anregt, oder vielleicht richtiger, daß die Versetzung in die LOEB'sche Mischung das Eiprotoplasma in eine Verfassung bringt, daß das Ovocentrum wirken kann. Ist diese Erklärung richtig, so hat, trotz des gleichen Endresultates, die Wirkung des  $MgCl_2$  mit der des Spermatozoon gar nichts gemein<sup>2)</sup>.

Ich muß mich damit begnügen, diese Vermutung hierher zu setzen. Gelingt der LOEB'sche Versuch an hinlänglich durchsich-

1) In welcher Form dieses Ovocentrum vorliegt, braucht hier nicht weiter erörtert zu werden. S. hierüber Abschnitt C, Kapitel VII, b.

2) Es mag nebenbei bemerkt sein, daß GREEFF (47) schon im Jahre 1876 beobachtet hat, daß bei Seesternen gelegentlich, und zwar ohne jede experimentelle Beeinflussung, Parthenogenese vorkommt.

tigen Eiern, so wird es nicht schwer sein, nachzuweisen, wie es sich verhält, und es wird sich dann zeigen, ob die Bedeutung des Experiments eine so revolutionäre ist, wie der Autor annimmt.

Wir stehen in der Centrosomenfrage gegenwärtig in einer Periode der Reaktion. Nachdem die Bedeutung dieser Gebilde, sowohl was Verbreitung wie Funktion anlangt, von manchen Seiten sehr stark überschätzt worden ist, zeigen uns Erscheinungen, wie das FISCHER'sche Buch und die Vorstellungen einiger amerikanischer Forscher, den nach meiner Meinung nicht minder verfehlten Rückschlag. Aus diesen Extremen und in diesem Widerstreit wird sich allmählich eine richtige Bewertung herausbilden.

---

Es geht schon aus dem Titel dieser Arbeit hervor, daß der Gegensatz, in welchem meine Erfahrungen und Anschauungen über die Cytocentren zu denen M. HEIDENHAIN's stehen, hier noch einmal zu erörtern ist, und daß ich also auf die Schriften HEIDENHAIN's von 1897 (55, 57), soweit sie unseren Gegenstand betreffen, werde einzugehen und auf seine Einwände gegen meine Auffassung werde zu antworten haben. Diese Erwiderung wird eine lediglich sachliche sein, und man erwarte nicht, daß ich das, was es diesem Autor gefallen hat, über mich und meine Untersuchungen zu sagen, anders als durch Konstatierung des Sachverhaltes beantworten werde. Wer das im folgenden an Thatsachen Niedergelegte gelesen haben wird und mit meinen früheren Arbeiten bekannt ist, der ist in der Lage, die Berechtigung und den Charakter der Angriffe M. HEIDENHAIN's zu beurteilen. Ueber diese Art von Polemik ein weiteres Wort zu verlieren, darauf glaube ich verzichten zu dürfen.

---

#### Abschnitt A.

### **Zur Kritik der Eisenhämatoxylin-Färbung. Künstliche Centrankörperchen.**

Die folgenden Betrachtungen machen nicht den Anspruch, zur Theorie der histiologischen Färbungen etwas beizutragen; immerhin dürften die zu schildernden Thatsachen bei denjenigen Forschern, die jenem Problem nachgehen, einige Beachtung verdienen. Was

ich hier beabsichtige, ist lediglich, darauf aufmerksam zu machen, welche Vorsicht bei der Deutung der Eisenhämatoxylinbilder, speciell für die Darstellung der Centrosomen, geboten ist.

Der Reiz und große Wert der Eisenhämatoxylinfärbung liegt darin, daß man mit ihrer Hilfe imstande ist, gewisse Elemente des mikroskopischen Bildes, die auf andere Weise nur wenig oder bei besonderer Kleinheit gar nicht mehr unterscheidbar sind, in tiefer Schwarzfärbung aus einer fast farblosen Umgebung mit einer nicht zu überbietenden Schärfe hervortreten zu lassen.

Freilich enthält diese extrem scharfe Differenzierung auch einige unmittelbare Nachteile, nämlich einmal, daß alle in den schwarz gefärbten Teilen vielleicht noch vorhandenen Strukturen verschwinden müssen<sup>1)</sup>, zweitens aber, daß alle nicht oder auch vermittelt einer Vor- oder Nachtinktion anders gefärbten Strukturen der Umgebung um so weniger gut hervortreten. Besonders in der unmittelbaren Nachbarschaft des schwarz gefärbten Bereiches macht der Kontrast nach meinen oft wiederholten Erfahrungen eine Analyse viel schwieriger, als wenn die Eisenhämatoxylin-Färbung unterblieben ist, und es dürfte hauptsächlich diesem Umstande zuzuschreiben sein, daß KOSTANECKI und SIEDLECKI (73) im *Ascaris*-Ei die wirkliche Grenze des Centrosoms vollkommen übersehen konnten.

Doch ist dieser Umstand bei der Beurteilung von Eisenhämatoxylin-Präparaten von viel geringerer Bedeutung als eine andere Erscheinung, welche ganz unabhängig von der Schärfe des Sehens zu Täuschungen führen muß und vielfach schon geführt hat. Wer sog. gelungene Eisenhämatoxylin-Präparate ohne genauere Prüfung der Methode betrachtet, dem wird ihre ungemeine Klarheit und Schärfe die Ueberzeugung erwecken, daß in den schwarz gefärbten Teilen des Präparates celluläre Elemente dargestellt seien, die, von ihrer Umgebung hochgradig different, durch eine äußerst scharfe Grenze von ihr abgesetzt sind; ja es scheint die Eisenhämatoxylin-Färbung, was Klarstellung einer Grenze anlangt, jedes andere Färbungsverfahren weit zu übertreffen. Allein einige Aufmerksamkeit bei öfterer Anwendung des Farbstoffes muß diese Zuversicht alsbald erschüttern.

---

1) Es ist deshalb sonderbar, wenn Autoren, welche Centrosomen lediglich mit Eisenhämatoxylin als durch und durch schwarze Kugeln dargestellt haben eine weitere Struktur derselben in Abrede stellen.



Das Eisenhämatoxylin-Bild kommt bekanntlich in der Weise zu stande, daß nach der Hämatoxylin-Behandlung zunächst alle Teile des Präparates, soweit sie sich überhaupt imbibieren, vollkommen schwarz sind, und daß dann in der Eisenlösung einzelne sich rasch, andere sehr langsam entfärben, so daß schließlich das Bild einzelner aus hellem Grunde intensiv schwarz hervortretender Figuren entsteht. Für diese verschiedene Schnelligkeit der Entfärbung mögen zum Teil chemische Unterschiede zwischen den einzelnen Zellenbestandteilen in Betracht kommen, gewiß aber ist dieselbe in hohem Maße davon abhängig, ob der eingelagerte Farbstoff für die ihn auswaschende Eisenlösung leichter oder schwieriger zugänglich ist.

Wie bestimmend dieses Moment ist, dafür führe ich einen groben, aber darum gerade besonders klaren Fall an, den übrigens jeder, der *Ascaris*-Eier schneidet, sich leicht zur Anschauung bringen kann. Diese Eier haben auf der Außenseite ihrer Schale eine Substanzlage, die in vielen Farbstoffen, z. B. in Karmin und Hämatein, eine intensive Färbung annimmt. Auch in Eisenhämatoxylin bleibt diese Oberflächenschicht zunächst schwarz<sup>1)</sup>, entfärbt sich jedoch früher als das Chromatin und die Centrosomen, wenn auch an verschiedenen Stellen verschieden rasch. Nur da, wo zwei Eischalen einander berühren, geht die Entfärbung viel langsamer von statten, und man erhält so auf einer gewissen Entfärbungsstufe ein Bild, wie es in Fig. 16 (Taf. I) dargestellt ist, wo die Berührungsfläche zweier Eischalen durch einen schwarzen scheibenförmigen Fleck — im Durchschnitt eine kurze dicke Linie — markiert ist, während alle übrigen Teile schwach gefärbt oder bereits ganz farblos sind. Untersucht man ein solches Präparat mit starker Vergrößerung, so zeigt sich, daß genau, soweit die beiden Schalen aneinander stoßen, die erwähnte Oberflächenschicht einer jeden Schale den Farbstoff festgehalten hat, während er im übrigen Bereich vollkommen ausgewaschen ist.

Man könnte vermuten, daß an der Berührungsstelle zweier Schalen jene Oberflächenschicht bei der Härtung chemisch besonders modifiziert werde, so daß sie nun den Farbstoff fester binde. Dagegen spricht einerseits das Verhalten gegenüber anderen Farbstoffen, welche die Schicht stets gleichmäßig um das ganze

---

1) Die eigentliche Schale nimmt in Eisenhämatoxylin nur einen blaß-bräunlichen Ton an, der beim Ausziehen sofort vollständig verschwindet.



Ei herum tingieren, mag der Farbstoff nur wenig oder stark ausgezogen sein. Ganz ausgeschlossen aber wird eine solche Annahme durch folgende Thatsache. Wenn man die in ihrer Eiröhre gehärteten Eier später durch Zerklopfen voneinander isoliert und nun schneidet, so entfärben sie sich ringsum so, wie sonst an den freien Flächen, während unter der gemachten Voraussetzung, daß an der Berührungsfläche eine besonders modifizierte Oberflächenschicht vorläge, die den Farbstoff länger halten würde, diese auch nach der Isolation noch durch stärkere Färbbarkeit ausgezeichnet sein müßte. Umgekehrt zeigen Eischalen, die nach der Härtung während der weiteren Präparation deformiert worden und dadurch in größerer Ausdehnung miteinander in Berührung gekommen sind, jene intensive Färbung nunmehr genau so weit, als sie sich jetzt berühren. Die längere Bindung des Farbstoffes an den Berührungsflächen kann demnach nur so erklärt werden, daß die auswaschende Eisenlösung hier nicht so rasch und intensiv wirken kann wie an den freien Flächen, indem offenbar die eigentliche Schalensubstanz, zwischen welche die sich berührenden Oberflächenschichten gewissermaßen eingepreßt sind, sehr wenig durchlässig ist.

Allgemein aber führt uns diese Thatsache zu dem Resultat: ein Eisenhämatoxylin-Bild mit schärfstem Gegensatz gefärbter und ungefärbter Stellen kann dadurch bedingt sein, daß an einer Stelle ein rein mechanisches Hindernis die Entfärbung, die an anderen chemisch und strukturell ganz gleichwertigen Stellen sich ohne Schwierigkeit vollzieht, verhindert. Indem die Entfärbung an den Stellen, wo die Eisenlösung direkt Zutritt, sehr rasch und vollkommen von statten geht, üben Behinderungen für das Hinzutreten der differenzierenden Flüssigkeit, die bei anderen Färbungen gar nicht in Betracht kommen, den größten Einfluß aus.

Auf solche Weise können auch im Innern von Zellen und Geweben Trugbilder verschiedener Art entstehen, wovon unten noch einiges zu erwähnen sein wird. Vor allem aber sei nun hier auf eine gerade für Centrosomen-Untersuchungen wichtige Erscheinung aufmerksam gemacht, die mit der dargelegten Eigenschaft der Eisenhämatoxylin-Methode eng zusammenhängt und die ich als die „Erscheinung der konzentrischen Entfärbung“ bezeichnen will<sup>1)</sup>.

---

1) Einiges hierüber ist bereits in der Arbeit meines Schülers, des Herrn Dr. E. FÜRST (46), mitgeteilt.

Verfolgt man die Entfärbung eines Schnittes mit stärkerer Vergrößerung, so kann man unter Umständen wahrnehmen, daß sich die oberflächlichen Schichten etwas rascher entfärben als tiefere. Doch treten hierbei schließlich nur selten größere und störende Differenzen auf, weil der Schnitt z. B. durch eine Zelle einen schwammigen Bau besitzt und so die Differenzierungsflüssigkeit sehr rasch in die Tiefe dringen und alle Teile ziemlich gleichmäßig umspülen kann.

Viel ausgeprägter zeigt sich die in Rede stehende Erscheinung im Kleinen an gewissen Zellbestandteilen, vor allem an den Centrosomen. Ich verweise zunächst auf Figg. 7—10, 11—13 (Taf. I), welche Spermatocyten von *Ascaris*, und Figg. 73, 74, 87—89 (Taf. VI), welche *Ascaris*-Eier und Furchungszellen darstellen. Figg. 7—10 und 74, 87 zeigen die Centrosomen in ihrer richtigen Größe, so wie sie an ungefärbten, in Wasser untersuchten Präparaten oder mit anderen Färbungsmitteln erscheinen. Läßt man nun auf ein solches Präparat die Eisenlösung länger einwirken, so entstehen allmählich die Bilder der Figg. 11—13 bzw. 73 und 88—89b.

„Es wird dabei“ — wie schon E. FÜRST (46) diese Verhältnisse beschrieben hat — „die schwarze Kugel successive kleiner, und man kann, von der . . . wirklichen Größe an, jede beliebige Größe bis zu einem kaum mehr wahrnehmbaren schwarzen Pünktchen erreichen.“ Wie bereits dort mitgeteilt, habe ich ein und denselben Schnitt in 5 verschiedenen Etappen immer weiter extrahiert, wobei die schwarz gefärbte Kugel successive kleiner wurde, aber immer annähernd rund und aufs schärfste begrenzt blieb. „Dieser Umstand, daß die Eisenlösung den Lack nicht diffus aus den Centrosomen extrahiert, sondern in konzentrischen Schichten nach und nach sozusagen wegfrißt, ist es, der den Beobachter so leicht zu der Meinung verleiten kann, daß er in dem jeweils schwarz gefärbten Bereich ein reales Gebilde der Zelle vor sich habe. Denn nichts sieht mehr Vertrauen erweckend aus, als eine intensiv schwarz gefärbte, scharf begrenzte Stelle in einer entfärbten Umgebung. Trotzdem handelt es sich in diesen verkleinerten schwarzen Kugeln um Artefakte; sowie man noch weiter entfärbt, bleibt an der früheren Begrenzungsfläche keine irgendwie nachweisbare Struktur übrig, welche berechtigen würde, gerade hier die Grenze des Centrosoms zu setzen.“

Auch andere Teile der Zelle zeigen diese Erscheinung, sehr deutlich z. B. die Chromosomen. Vergleicht man die 4 Bilder

Fig. 87—89b (Taf. VI), so sieht man, wie genau parallel der konzentrischen Entfärbung und scheinbaren Verkleinerung der Centrosomen eine solche der Chromosomen sich vollzieht, so daß diejenigen der Fig. 89b nur noch den halben Durchmesser von denen der Fig. 87 zu besitzen scheinen. In Fig. 89a und 89b ist ein und dasselbe Präparat auf zwei sehr nahe bei einander liegenden Entfärbungsetappen abgebildet; schon hier ist von einem zum anderen die Abnahme in den Dimensionen der Chromosomen sehr deutlich.

Ich denke, daß schon die bisher angeführten Thatsachen überzeugend genug sind; doch sei noch ein besonders frappanter Fall angeführt, bei dem jeder Zweifel, daß es sich um eine artificielle Verkleinerung handelt, ausgeschlossen ist. Fast stets findet man an den Schnitten durch befruchtete Seeigel-Eier, wenigstens auf den Anfangsstadien, der Dotterhaut außen einige nicht eingedrungene Spermatozoen anhängen. In der Regel zeigen dieselben das Bild der Fig. 14a, b, c (Taf. I); der Kopf (Kern) ist intensiv schwarz, höchstens die Spitze etwas heller, das Mittelstück tief dunkelgrau und fast stets einheitlich und homogen. Ist dagegen das Präparat stärker entfärbt, so kann man Bilder erhalten, wie sie in Fig. 14d—f gezeichnet sind. An Stelle von Kopf und Mittelstück sieht man 3 oft aufs schärfste begrenzte schwarze Punkte, einen größeren, länglich-kegelförmigen, der dem Kopf entspricht, und in der Verlängerung seiner Längsachse 2 bald größere, bald kleinere quer gestellte, die im Mittelstück ihre Lage haben. Die Bilder sind etwas variabel, was hauptsächlich durch die wechselnde Lage bedingt zu sein scheint. An manchen Spermatozoen zeigt sich dem Mittelstück entsprechend ein queres Stäbchen (Fig. 14g); sieht man in der Richtung der Spermatozoenachse, so erhält man gewöhnlich das Bild der Fig. 14h. Daß nun der kegelförmige schwarze Bereich im Kopf nicht den ganzen Spermakern repräsentiert, ist klar; des weiteren wird niemand annehmen, daß in diesem Kern eine centrale Differenzierung von der abgebildeten Form vorhanden sei. Ueberdies wird dies dadurch ausgeschlossen, daß der schwarze Fleck je nach dem Grade der Entfärbung verschieden groß ausfällt. Wir haben es also hier sicher mit einem reinen Kunstprodukt als Folge konzentrischer Entfärbung zu thun. — Wie geringe Unterschiede nur nötig sind, um den Färbungseffekt sehr verschieden zu gestalten, geht daraus hervor, daß der Kopf eines eingedrungenen Spermatozoon, welcher dem gleichen Ei und gleichen Schnitt angehört wie die eben be-



sprochenen, und ebenso die freien Köpfe benachbarter Schnitte des gleichen Objektträgers vollkommen schwarz sind.

Schon an den freien Spermaköpfen ist es, wenn sie oberflächlich entfärbt sind, schwierig, im Balsampräparat ihre Begrenzung festzustellen. Denkt man sich nun ein solches Gebilde in eine ihm ziemlich gleichartige Umgebung versetzt, so wird es fast unmöglich sein, seine wahre Grenze zu bestimmen, und man wird, wo andere Kriterien fehlen, nur zu leicht geneigt sein, sie dahin zu verlegen, wo die Schwarzfärbung aufhört.

Noch in anderer Beziehung sind die fraglichen Präparate lehrreich. Die starke Entfärbung läßt in dem Mittelstück ein Doppelkörperchen zum Vorschein kommen. Die Bedeutung dieses Befundes kann hier unerörtert bleiben; jedenfalls muß ihm eine reale, wenn auch vielleicht durch das Absterben deutlicher werdende Struktur zu Grunde liegen. Vielfach sind im Mittelpunkt von Astrosphären solche Doppelkörperchen darstellbar, und es wird von manchen Seiten behauptet, daß sie nicht Einschlüsse eines größeren Körperchens seien, sondern direkt in die „Sphäre“ eingelagert. Findet sich an ihrer Stelle ein größerer Bereich schwarz gefärbt, so bezeichnet z. B. HEIDENHAIN dies als eine Verklumpungsfigur. Ich bezweifle nun keineswegs, daß in manchen Fällen dadurch, daß zwei dicht benachbarte Körperchen den zwischen ihnen abgelagerten Farbstoff der differenzierenden Flüssigkeit schwer zugänglich machen, ein scheinbar einheitliches Gebilde vorgetäuscht wird; daß jedoch nicht alle derartigen Bilder so zu deuten sind, zeigt das Mittelstück des Seeigel-Spermatozoon. Denn daß der größere einheitliche Körper, den man bei stärkerer Eisenhämatoxylin-Färbung erhält, ein reales Gebilde ist, lehrt die Beobachtung im Leben. So bin ich der Ueberzeugung, daß überall da, wo in einer Sphäre an Stelle zweier kleiner Körnchen ein beträchtlich größerer Bereich schwarz gefärbt werden kann, diesem Verhalten eine besondere Struktur zu Grunde liegen muß.

Auch an den Spindelfasern und Polradien habe ich gelegentlich die Erscheinung der konzentrischen Entfärbung konstatiert. Zu einer Zeit, wo dünne Radien bereits ganz entfärbt sind, können dickere noch durch scharfe intensiv schwarze Linien markiert sein, so daß man unter Umständen zu der Meinung verleitet werden kann, Bildungen von zweierlei Art vor sich zu haben.

Zu erklären scheinen mir diese Thatsachen so zu sein, daß die Eisenlösung nur sehr langsam ins Innere der genannten Zellbestandteile vordringen kann und so zuerst den peripheren Schichten



die Farbe entzieht, erst allmählich den tieferen. Ja, die ungemein scharfe Grenze, bis zu welcher die Entfärbung an den Centrosomen und Chromosomen jeweils vorgedrungen ist, so daß volle Farblosigkeit direkt an intensivstes Schwarz stößt, könnte vielleicht dafür sprechen, daß gerade in der Imprägnation mit dem ohne Zweifel sehr dichten Farbstoff ein Hindernis für das Eindringen der Eisenlösung gegeben ist, so daß dieselbe nur immer an der jeweiligen Grenze ihre auflösende Wirkung entfalten kann.

Von Wichtigkeit ist es nun, daß die besprochene konzentrische Entfärbung nicht immer und überall eintritt, sondern daß auch eine diffuse vorkommt, wobei der schwarze Bereich, ohne sich zu verkleinern, allmählich blasser wird. Diese Art der Entfärbung findet sich nach den Angaben meines Schülers, Prof. F. M. MAC FARLAND (79) stets an den Centrosomen der Ovocyten von *Diaulula*. Aber auch an Objekten, die sonst in ausgeprägtester Weise die konzentrische Entfärbung darbieten, wie an den Centrosomen der *Ascaris*-Spermatocyten, habe ich bei ganz gleicher Konservierung manchmal diffuse Entfärbung erhalten, wie Figg. 1—6 (Taf. I) lehren, wo die Centrosomen einen blassen grauen Ton zeigen und nur die Centralkörner schwarz geblieben sind. Da sich diese diffuse Entfärbung nur an Präparaten fand, die längere Zeit in Kanadabalsam eingeschlossen gewesen waren und dann wieder weiter entfärbt wurden, so mag es sein, daß diese Zwischenprozeduren einen Anteil an ihrem Zustandekommen haben. Intensiver habe ich mich um die Aufklärung dieser Verschiedenheiten, wie auch noch anderer zwischen der konzentrischen und diffusen Entfärbung in der Mitte stehender Entfärbungseffekte nicht bemüht.

Bei dieser Gelegenheit sei noch, um das Kapriziöse der Eisenhämatoxylin-Färbung weiterhin zu illustrieren, bemerkt, daß mir an *Ascaris*-Eiern, die in Alkohol-Essigsäure konserviert waren — eine Konservierung, welche im allgemeinen bei Eisenhämatoxylin-Behandlung eine vorzügliche Färbung der Centrosomen gestattet — ein Fall vorgekommen ist, in dem die Centrosomen bei dem ersten Auswaschen schon die Farbe vollständig abgeben, so daß auf einem Entfärbungszustand, wo das Protoplasma noch grau, die Chromosomen in voller Größe schwarz gefärbt sind, die Centrosomen sich in dem Grad ihrer Tinktion von der Umgebung nicht unterscheiden.

Das Gesagte genügt, um zu zeigen, wie variabel die Eisenhämatoxylin-Färbung schon unter normalen Verhältnissen ausfallen

kann und mit welchen Kunstprodukten man bei ihrer Anwendung zu rechnen hat. Die herrschende Meinung scheint die zu sein, daß stark entfärbte Präparate die zuverlässigsten seien. Das hier Mitgeteilte lehrt, daß in vielen Fällen das Gegenteil richtig ist. Jedenfalls zeigen meine Erfahrungen, daß es ganz unzulässig ist, bis zu einem beliebigen Grad zu extrahieren und das so gewonnene Bild ohne weiteres als dem wirklichen Verhalten entsprechend anzusehen; vielmehr ist es für jedes neu zu studierende Objekt, abgesehen von der Kontrolle durch andere Methoden, unerlässlich, durch Entfärbung in Etappen die Wirkungsweise des Verfahrens zu erproben. Sowohl die frühesten Entfärbungsstufen sind zu prüfen, damit man sicher ist, ob nicht durch weiteres Auswaschen künstliche Verkleinerungen entstehen, als auch die Auswaschung successive bis zu fast völliger Entfärbung zu treiben, um festzustellen, ob in dem schwarz gefärbten Gebilde nicht noch feinere Strukturen enthalten sind.

Daß die Nichtbefolgung dieser Forderungen zu irrigen Vorstellungen über die Centrosomen führen muß, lehrt die Arbeit von KOSTANECKI und SIDLECKI über das *Ascaris*-Ei (vgl. die Arbeit vor FÜRST [46] und das unten über diesen Gegenstand Gesagte). Neben den künstlich verkleinerten Centrosomen dieser Autoren können aber noch andere Trugbilder vorkommen. So muß in Fällen, wo ein sich teilendes Centrosom Hantelform annimmt, bei konzentrischer Entfärbung, der dünnere Stiel zuerst alle Farbe verlieren, und das Bild zweier anscheinend bereits voneinander getrennter Centrosomen entstehen.

Diese Erscheinung der scheinbaren Diskontinuität habe ich im Groben sehr schön an eigentümlichen Ballen von fettartig aussehenden, im allgemeinen kugeligen Körpern beobachtet, die man unter den künstlich entleerten Seeigel-Eiern sehr häufig antrifft und die wohl aus dem Ovarium stammen. Man findet darunter manchmal eingeschnürte und unregelmäßig gelappte Formen, wie in Fig. 15a, b (Taf. I) zu sehen. Diese Gebilde zeigen sehr schön das Phänomen der konzentrischen Entfärbung und, wie von vornherein nicht anders zu erwarten, eine vollständige Entfärbung zuerst an den dünnsten Stellen. So wird der schwarz gefärbte Bereich hier unterbrochen, und in Fällen, wo dieser allein deutlich sichtbar wäre, würde man glauben, zwei völlig getrennte Körper vor sich zu haben.

Auch scheinbar verschiedene GröÙe der beiden in einer Zelle vorhandenen Centrosomen kann, wie ich

mich überzeugt habe, künstlich hervorgebracht werden. Nachdem ich zuerst an Schnitten durch *Ascaris*-Spermatocyten beobachtet hatte, daß die Centrosomen nach der Eisenhämatoxylin-Behandlung in dicken Schnitten durchgängig größer aussehen als in dünnen des gleichen Objektträgers, fand ich einen Fall, wo in einem Schnitt durch eine solche Zelle, deren eines Centrosom tief unten, das andere ganz oberflächlich lag, ersteres voll gefärbt war, während in dem hoch gelegenen die Farbe bis auf ein ganz kleines Pünktchen ausgewaschen war.

Was nun die Forderung sehr weitgehender Entfärbung zum Zweck der Darstellung allenfalls vorhandener feinerer Strukturen anlangt, so handelt es sich speciell bei den Centrosomen hauptsächlich um den Nachweis des von mir zuerst im *Ascaris*-Ei an ungefärbten Präparaten aufgefundenen Centralkorns, das, wie ich nach meinen seitherigen Untersuchungen annehmen möchte, allen Centrosomen auf allen Stadien ihres Bestehens zukommt. Die Existenz dieses Gebildes läßt sich mit Eisenhämatoxylin nur dann sicherstellen, wenn entweder die Substanz des Centrosoms selbst den Farbstoff sehr rasch abgibt, so daß bei der Differenzierung sofort das Centralkorn erscheint, oder wenn die Entfärbung des Centrosoms diffus vor sich geht, wobei dann in dem allmählich blasser werdenden Körper ein centrales schwarzes Pünktchen mit immer größerer Deutlichkeit hervortritt (Fig. 4—6, Taf. I). Entfärbt sich ein Centrosom dagegen konzentrisch, so führt die Extraktion zwar schließlich auch zur Darstellung eines kleinen schwarzen Pünktchens, allein dieses könnte nach dem oben Gesagten ebenso gut ein Artefakt sein. Es giebt nur ein Stadium, wo die Eisenhämatoxylin-Methode bei konzentrischer Entfärbung das Vorhandensein der Centralkörner darthun kann: dann nämlich, wenn beim Auswaschen zwei oder mehrere schwarze Pünktchen im Innern des Centrosoms übrig bleiben. Denn diese müssen dann durch spezifische Stellen bedingt sein.

Wie nun die Eisenhämatoxylin-Methode an normalen Objekten gewisse Teile so überaus scharf, ja man darf sagen, manchmal unnatürlich scharf hervorhebt, so bringt sie auch die Produkte pathologischer Veränderungen der Zellen oder der bei der Konservierung auftretenden Ausfällungen unter Umständen in gleicher Schärfe und Klarheit zur Anschauung. Auf diese Weise kommt eine zweite Art künstlicher Centralkörper zu-



stande, denen freilich die Vergleichung mit den normalen ohne weiteres ihre richtige Stelle zuweist und die deshalb kaum einer besonderen Erwähnung bedürften, wenn nicht M. HEIDENHAIN (55) solche pathologische Zustände zur neuen Grundlage seiner „Mikrocentren“-Lehre gemacht hätte.

In den verschiedensten Objekten nämlich zeigen die Centrosomen eine Neigung zu körnigem Zerfall, den ich zwar meist nur in Zellen gefunden habe, die auch in ihrer Protoplasmastruktur eine krankhafte Beschaffenheit aufweisen, der aber doch auch in sonst scheinbar normalen Zellen eintreten kann. Dieser pathologische Prozeß, im einzelnen wechselnd verlaufend, besteht darin, daß die vorher homogen oder netzig-wabig erscheinende Substanz des Centrosoms sich differenziert in eine homogene Grundmasse und in mehr oder weniger zahlreiche Körner von sehr wechselnder Größe. Diese Körner oder Tröpfchen bleiben in Eisenhämatoxylin schwarz, während die Grundmasse sich rasch entfärbt. So berichtet MAC FARLAND von *Dialula*-Eiern (79, S. 248): „In einem Stück des Laiches zeigten alle Eier an Stelle der beschriebenen Centrosomen <sup>1)</sup> unregelmäßige Häufchen, aus einer großen Menge winziger Körnchen zusammengesetzt. Der ganze übrige Zustand dieser Eier läßt keinen Zweifel, daß es sich hier um krankhafte Veränderungen handelt, die insofern nicht ohne Interesse sind, als sie darthun, wie leicht zerstörbar diese Gebilde sind.“

Ganz entsprechende pathologische Zustände habe ich auch in *Ascaris*- und Seeigel-Eiern nicht gar selten gefunden. Figg. 17 und 18 (Taf. I) geben davon Beispiele. In Fig. 18, welche einen Schnitt durch eine Furchungszelle von *Ascaris* wiedergibt, sind an Stelle des Centrosoms 4 schwarz gefärbte Körperchen zu sehen, in Fig. 17 von einem Seeigel-Ei ist ein Zerfall der Centrosomen in sehr zahlreiche kleine Körnchen eingetreten, die in ihrer Größe ungefähr dem Centralkorn dieser Centrosomen entsprechen.

---

Die vorstehenden Bemerkungen werden genügen, um das, was ich schon im Jahre 1895 über das Eisenhämatoxylin als Darstellungsmittel für Centrosomen gesagt habe (17, S. 62), in jeder Hinsicht vollständig zu rechtfertigen.

---

1) homogener Kugeln mit Centralkorn.



## Abschnitt B.

## Spezieller Teil.

1. Die Teilung der Centrosomen in den Spermatoocyten von *Ascaris megalocephala*.

Ueber die Gestalt und Größe der Centrosomen in den *Ascaris*-Spermatoocyten, sowie über die Wirkung des Eisenhämatoxylin auf diese Körperchen hat vor kurzem E. FÜRST (46) in einer aus dem hiesigen zoologischen Institut hervorgegangenen Arbeit berichtet, wobei sich eine volle Bestätigung der früheren Angaben von BRAUER (21) ergeben hat. Ich kann deshalb hier auf diese beiden Arbeiten verweisen und mich auf eine genauere Analyse des Teilungsvorganges beschränken. Zwar hat BRAUER auch diesen Prozeß im wesentlichen völlig richtig beschrieben; allein einmal vermochte ich gewisse Einzelheiten doch noch etwas genauer zu verfolgen, sodann aber gilt es, durch Darstellung der Verhältnisse vermittelt der Eisenhämatoxylin-Methode auch diejenigen Autoren zu überzeugen, die alles, was auf andere Weise über die Centrosomen ermittelt wird, mit Mißtrauen ansehen zu müssen glauben.

Ich verweise zunächst auf die Figg. 7—10 (Taf. I), welche die Centrosomen in ihrer vollen Größe darstellen<sup>1)</sup>. Wie FÜRST bereits gezeigt hat, können die schon von BRAUER beschriebenen Körperchen in Eisenhämatoxylin durch und durch schwarz gefärbt sein. Sie sind auf gewissen Stadien sehr groß, verkleinern sich dann während der Ausbildung der ersten Teilungsfigur und besitzen kurz vor ihrer Teilung die in Fig. 7 dargestellte Größe. Um diese volle Größe des Centrosoms in schwarzer Färbung zu erhalten, muß die Entfärbung auf einem Zustand unterbrochen werden, wo die Dotterkörner noch sehr dunkel und auch die Astrosphäre noch in ihrem centralen Bereich grau gefärbt ist. Zieht man den Farbstoff noch mehr aus, so ist die größte Wahrscheinlichkeit vorhanden, daß auch die Centrosomen sich bereits vom Rande her zu entfärben beginnen.

Dieses kugelige Centrosom nimmt gewöhnlich während der Metakinese eine längsellipsoide Form an (Fig. 8), eine Gestalt-

1) Für die meisten Abbildungen habe ich Schnitte gewählt, welche auf der Achse der vorhergehenden Teilungsfigur annähernd senkrecht stehen, so daß von den Chromosomen in diesen Figuren nichts getroffen ist.

veränderung, welche als erster Schritt zur Teilung anzusehen ist. Die Achse des Ellipsoids steht gewöhnlich senkrecht zur Teilungsachse, aber auch alle sonst denkbaren Stellungen kommen vor und führen dann zu ungewöhnlicher Lagerung der Tochtercentrosomen, wovon BRAUER in Fig. 206 ein Beispiel gegeben hat. Die Teilung des Centrosoms beginnt mit einer Aufhellung im Aequator (Fig. 9), wobei es sehr schwer zu sagen ist, ob eine Einfurchung an dieser Stelle stattfindet. Nicht selten ist das gestreckte Centrosom ein wenig gebogen, und in diesen Fällen sieht es so aus, als wenn die Teilung auf der konkaven Seite beginne, was an gewisse Modi der Zellteilung erinnert. Die so gebildeten Hälften sind nicht sofort kugelig, sondern gegeneinander abgeplattet; auch scheint es, als ob sie noch durch eine weniger färbbare Zwischenmasse miteinander verbunden wären. Daran schließen sich Bilder mit 2 völlig getrennten, nahe benachbarten Körperchen (Fig. 10), die allmählich kugelig werden und bei ihrem weiteren Auseinanderücken sehr erheblich an Größe zunehmen.

Die Verhältnisse, welche MAC FARLAND (79) bei der Teilung der Centrosomen in den Ovocyten von *Dialula* festgestellt hat, ließen mich besondere Aufmerksamkeit darauf richten, ob vielleicht auch in dem vorliegenden Objekt bei der Centrosom-Teilung ein mittlerer Bereich desselben unter Verlust der Färbbarkeit in die Bildung einer Centralspindel eingeht. Ich glaube jedoch diese Möglichkeit ausschließen zu dürfen. Das Aussehen des sich teilenden Centrosoms in der oben besprochenen Fig. 9 spricht allerdings dafür, daß eine minimale Aequatorialzone des ellipsoiden Körpers nicht mit in die Tochtercentrosomen eingeht. Allein zu einer Centralspindel wächst dieser Bereich, über dessen Natur sich bei der Kleinheit der Verhältnisse kein sicheres Urteil gewinnen läßt, nicht aus; er entschwindet bei der Weiterentwicklung völlig. Sobald die Tochtercentrosomen etwas weiter voneinander entfernt sind, zeigen ihre gegeneinander gekehrten Flächen eine ganz scharfe Begrenzung, und das Areal, das zwischen ihnen liegt, läßt durchaus keine Zugehörigkeit zu ihnen erkennen. So glaube ich, daß das Muttercentrosom vollkommen oder fast vollkommen in die beiden Tochtercentrosomen übergeht.

Was die Astrosphäre anlangt, so lassen sich deren Radien bis an das Centrosom verfolgen. Wenn dieses sich streckt, wird auch die Gesamtheit der Radien ellipsoid (Fig. 8, 9). Auf die noch dicht nebeneinander liegenden Tochtercentrosomen sieht man

bereits einige neue Radian centriert (Fig. 3, 4 u. 10), wenn auch äußerst blaß und verschwommen. Zwischen ihnen treten beim weiteren Auseinanderrücken neue auf (Fig. 5 u. 6), so daß bald 2 typische Astrosphären hergestellt sind. Die Frage, ob die beiden Tochtercentrosomen einfach die Radian des Muttercentrosoms oder wenigstens einige davon übernehmen, glaube ich fast mit Sicherheit ausschließen zu dürfen. Nach allem, was ich gesehen habe, scheinen die alten Radian bei der Teilung des Centrosoms zu zerfallen, vielleicht in ein schaumiges Plasma überzugehen, aus dem sich fast unmittelbar undeutliche, auf die Tochtercentrosomen eingestellte centrifugal wachsende Radian wieder differenzieren. Sind die Tochtercentrosomen weiter auseinandergewichen, so treten in reicher Entfaltung von Pol zu Pol verlaufende Fasern auf (Fig. 6), die mit den frei ausstrahlenden völlig übereinstimmen und deren Komplex von jenen kaum abzugrenzen ist. Den Ausdruck „Centralspindel“ würde ich daher hier nicht für angebracht halten.

Daß im Vorstehenden ein Centrosom oder Centralkörper und dessen Teilung beschrieben worden ist, dürfte kaum bestritten werden. Das Gebilde färbt sich aufs beste in Eisenhämatoxylin und zeigt Dimensionen, die im Verhältnis zur Größe der Zelle eher kleiner sind als z. B. die der Centralkörperchen, welche M. HEIDENHAIN (55) in den roten Blutkörperchen beim Entenembryo gefunden hat. Gleichwohl enthält nun dieses Gebilde als centrale Differenzierung noch ein viel kleineres Körperchen, das von mir zuerst im *Ascaris*-Ei aufgefundene Central-korn. Ich gebrauche für dieses Gebilde fortan neben dem Wort Centralkorn den früher von mir, wenn auch nicht genau im gleichen Sinne vorgeschlagenen Terminus Centriol (*Centriolum*, entsprechend dem Terminus *Nucleolus*). Eine genaue Begründung meiner Nomenklatur findet sich im Abschnitt D.

Schon BRAUER hat dieses Korn in allen Stadien gefunden und seine Verdoppelung erkannt. Mit Eisenhämatoxylin einen Beweis von seiner Existenz zu erbringen, ist nur unter gewissen Umständen möglich. Schon im vorigen Abschnitt (S. 16) habe ich kurz auf die Bilder hingewiesen, welche fortgesetzte Entfärbung an den Centrosomen unserer Zellen hervorbringt. Das gewöhnliche Verhalten ist dieses, daß sich die Centrosomen konzentrisch entfärben. Ich habe diesen Vorgang an zahlreichen markierten Zellen in einzelnen Etappen verfolgt; einige Beispiele für die zu erzielenden Artefakte sind in Fig. 11—13 dargestellt, von denen



ich besonders die Fig. 12 hervorhebe, weil sie zeigt, wie der durch das Auswaschen sich verkleinernde schwarze Bereich immer annähernd die Form des ursprünglich gefärbten Körpers bewahrt. So geben kugelige Centrosomen schließlich ein kleines kugeliges Pünktchen, ellipsoide einen kleinen ellipsoiden schwarzen Fleck. Allein — und dies ist von großer Wichtigkeit — in diesem letzteren Fall geht die konzentrische Verkleinerung nicht bis zu völliger Entfärbung weiter, sondern es tritt ein Moment ein, wo sich der länglich schwarze Fleck in zwei in seiner Achse gelegene Pünktchen auflöst: die beiden Centriolen.

Ich kann darauf verzichten, derartige Bilder und ihre Bedeutung näher zu erörtern, da, wie schon im vorigen Abschnitt erwähnt wurde, an einigen von meinen Präparaten, die längere Zeit in Kanadabalsam gelegen waren, bei weiterer Differenzierung in der Eisenlösung der in den Centrosomen abgelagerte Farbstoff diffus ausgezogen wurde, auf welche Weise die Bilder der Figg. 1—6 entstehen, wo in dem grau gefärbten Centrosom das oder die Centriolen direkt und auf allen Stadien als schwarze Pünktchen sichtbar werden. Wie Fig. 1 lehrt, kann das Centriol bereits geteilt sein, wenn das Centrosom noch völlig kugelig ist, seine Verdoppelung ist demnach als der erste für uns erkennbare Schritt zur Teilung des Centrosoms anzusehen. Natürlich ist von der Teilung des Centralkorns bei der Kleinheit der Verhältnisse nicht viel zu sehen; doch habe ich verschiedene Stadien des Prozesses von den ersten Anfängen an, wo zwei schwarze Pünktchen dicht aneinander geschmiegt sind, vor Augen gehabt. Sind die Tochtercentriolen ein wenig voneinander entfernt, so fand ich sie manchmal wie zwei parallele Scheibchen einander gegenüberstehend, und der ganze Eindruck ist der, daß, wenn wir diese Dinge so groß sehen könnten wie etwa einen Zellkern, sich noch manche feinere Struktur daran möchte erkennen lassen.

Während der Streckung des Centrosoms rücken die Centriolen weiter auseinander und werden bei dessen Teilung zu den Mittelpunkten seiner beiden Abkömmlinge (Fig. 2, 3 u. ff.). Wir können damit die Beschreibung des Vorganges abbrechen.

Zum Schluß erwähne ich noch, daß ich wiederholt ungefärbte Schnitte durch *Ascaris*-Spermatocyten in Wasser untersucht habe, in welchem Medium die Centrosomen als sehr stark lichtbrechende Kugeln ungemein deutlich hervortreten.



## 2. Die Teilung der Centrosomen in den Ovocyten von *Diaulula sandiegensis*.

Der folgenden Darstellung liegen die Untersuchungen von F. M. MAC FARLAND (79) zu Grunde, der die Eireifung bei diesem Opisthobranchier im Jahre 1895/96 unter meiner Leitung im hiesigen zoologischen Institut bearbeitet hat. Ich füge eine kurze Schilderung seiner Befunde in diese Arbeit ein, einmal weil es sich um einen ganz besonders lehrreichen Fall einer Centrosomen-Teilung handelt, der, dank den günstigen Untersuchungsbedingungen, mit einer bis dahin kaum sonst erreichten Klarheit verfolgt werden konnte, dann aber auch, weil ich in der Lage war, die Präparate MAC FARLAND's genau zu studieren und so seine Angaben wie diejenigen einer eigenen Untersuchung zu vertreten.

Ich gebe zur Illustration des Vorganges einige Abbildungen bei, welche nach Präparaten und Zeichnungen MAC FARLAND's angefertigt sind. Man wird die entsprechenden Bilder leicht in seiner Abhandlung finden. Leider sind die Tafeln der MAC FARLAND'schen Arbeit etwas roh, die Figuren auf Tafel 20 direkt schlecht ausgeführt, weshalb ich bemerke, daß die den Abbildungen zu Grunde liegenden Präparate an Schönheit und Klarheit nichts zu wünschen übrig lassen. Die von mir reproduzierten Bilder sind insofern schematisch, als sie lediglich die Centrosomen und Astrosphären darstellen, ohne Rücksicht auf deren Lagerung in der Zelle und ohne Berücksichtigung der allenfalls im Schnitt vorhandenen Chromosomen.

Fig. 19 (Taf. II) zeigt das innere Centrosom der fertigen ersten Richtungsspindel, Fig. 26 die beiden Centrosomen der zweiten Spindel auf einem Stadium, wo die Chromosomen beginnen, sich zur Aequatorialplatte zu ordnen. Wie dieser letztere Zustand aus dem ersteren entsteht, wird durch die zwischenliegenden Figuren klargestellt.

Das Centrosom der ersten Richtungsspindel ist eine relativ große homogene Kugel mit einem kleinen Kügelchen, dem Centriolkorn oder Centriol im Mittelpunkt. Die Teilung des Centrosoms wird eingeleitet durch die Teilung dieses Kornes, über die bei der Kleinheit des Gebildes nichts Näheres zu ermitteln ist. Man sieht eben zunächst an Stelle des einfachen Centriolkorns deren 2, dicht nebeneinander, schätzungsweise von der halben Größe des ursprünglichen und untereinander gleich groß (Fig. 20). Sind die beiden Centriolen weiter voneinander entfernt, so läßt sich in

manchen Fällen ein ungemein feines Fädchen zwischen ihnen erkennen (Fig. 21). Ob wir darin eine bei der Teilung des Körperchens nachbleibende Brücke zu sehen haben, muß unentschieden bleiben. In der Richtung, in welcher die beiden Centriolen auseinanderweichen, streckt sich das Centrosoma zu einem Ellipsoid, wobei es sich gleichzeitig vergrößert (Fig. 21 u. 22). Die ellipsoide Form geht dann unter weiterem Wachstum in eine Spindelform mit kugelig aufgetriebenen Enden über (Fig. 23). Während dieser Vorgänge vollzieht sich in der anfangs ganz gleichmäßig homogenen Substanz des Centrosoms eine Differenzierung, die damit beginnt, daß die centralen Teile an Dichtigkeit abnehmen (Fig. 20 u. 21). Die dichtere Rindenzone zieht sich sodann mehr und mehr gegen die Pole des Ellipsoids zusammen (Fig. 22), um sich beim Uebergang zur Spindelform in den kugeligen Endanschwellungen um die beiden Centralkörner anzusammeln. Der mittlere Teil wird gleichzeitig netzig-faserig (Fig. 22 u. 23); er ist die Centralspindel, während die Endanschwellungen die beiden neuen Centrosomen repräsentieren. Die folgenden Bilder zeigen, wie fortan der ganze Komplex noch sehr beträchtlich wächst und wie die einzelnen Teile sich schärfer gegeneinander absetzen (Fig. 25 u. 26). So finden wir schließlich in dem letzten Bilde wieder 2 kugelige Centrosomen vor, genau von der Beschaffenheit derjenigen der ersten Richtungsfigur, verbunden durch eine mächtige Centralspindel.

Auch bei diesem Objekt ist die Wirkung des Eisenhämatoxylins von großem Interesse. Die Entfärbung ist eine diffuse, d. h. die differenzierende Flüssigkeit wirkt im Innern ebenso rasch wie an der Oberfläche, und zwar, wie es scheint, so, daß die dichtesten Teile den Farbstoff am längsten halten. Noch auf Stadien, wie dem der Fig. 24, können in den ersten Stufen der Entfärbung die beiden Centrosomen samt der Centralspindel als ein einheitlicher, gleichmäßig schwarzer Körper erscheinen, bei weiterem Ausziehen wird zuerst die Centralspindel heller, und die neuen Centrosomen setzen sich als schwarze Kugeln von ihr ab (vgl. Fig. 44a bei MAC FARLAND), dann entfärbt sich die Centralspindel mehr und mehr und läßt ihre Faserstruktur hervortreten, während nun auch das Schwarz der Centrosomen in Grau übergeht und damit die Centriolen als schwarze Pünktchen sichtbar werden. Durch weiteres Ausziehen können auch die Centrosomen völlig farblos gemacht werden, und als einzig gefärbte Teile bleiben die Centralkörner übrig, bis schließlich auch diese unter allmählicher Verkleinerung verschwinden.

An dem Verhalten der Astrosphäre sind für unsere Betrachtungen von Wichtigkeit: 1) daß die Radien beim Uebergang des Centrosoms in die Spindel und während der beginnenden Differenzierung der Tochtercentrosomen noch immer auf den spindelförmigen Körper als Ganzes centriert sind, 2) daß die neuen Radiensysteme nicht einfach Fädchen der alten Astrosphäre übernehmen, sondern daß sie sich neu bilden, während sich die alten Radien in centrifugaler Richtung allmählich auflösen.

Vergleicht man das beschriebene Centrosom und seine Teilung mit den unter 1. beschriebenen Verhältnissen in den *Ascaris-Spermatocyten*, so kann über die Gleichwertigkeit dessen, was hier und dort als Centrosoma bzw. als Centriol bezeichnet worden ist, kein Zweifel bestehen. Auch die Anfangsstadien der Teilung: die Verdoppelung des Centralkorns, die darauf folgende Streckung des kugeligen Centrosoms zum Ellipsoid mit der entsprechenden Umformung der Astrosphäre sind nahezu identisch. Allein im weiteren Verlauf tritt ein erheblicher Unterschied ein. Während das Centrosom der *Ascaris-Spermatocyten* sich direkt in die beiden Tochtercentrosomen spaltet, bilden sich die Tochtercentrosomen in den *Ovocyten* von *Dialula* durch Differenzierung aus dem gewaltig anwachsenden Muttercentrosom. Und wenn man also auch diese beiden Körper, wie MAC FARLAND (S. 255) schreibt, „als durch Teilung aus einem Muttercentrosoma entstanden“ bezeichnen darf, so ist dies doch in unserem Falle keine einfache Teilung in der Weise, daß das Muttercentrosoma ganz in den Tochtercentrosomen aufginge, sondern es bleibt ein beträchtlicher Rest übrig, der gewissermaßen ausgeschaltet und abgestoßen wird: das ist die Centralspindel.

---

### 3. Die Centrosomen bei der Furchung des Eies von *Echinus microtuberculatus*.

#### a) Eigene Beobachtungen.

Das Seeigel-Ei ist von allen Objekten, die mir bekannt sind, dasjenige, welches einer sicheren Darstellung der Centrosomen die größten Schwierigkeiten bereitet. Dies prägt sich auch in der Litteratur, die darüber vorliegt, deutlich aus. Seit dem Jahre 1891 sind die Centrosomen des Seeigel-Eies von FOL (43), BÜTSCHLI (26), E. B. WILSON (105, 107), von mir (17), REINKE (91).



HILL (67), KOSTANECKI (72) und ERLANGER (36) mehr oder weniger eingehend beschrieben worden, und von diesen Autoren stimmen nicht zwei vollständig miteinander überein. Wie die zum Teil sehr weit auseinandergehenden Angaben zu erklären sind, werde ich nach Darlegung meiner eigenen Befunde näher erörtern; einstweilen sei bemerkt, daß der eine Hauptgrund für die Differenzen der ist, daß die einen Autoren nur die Centrosomen, die anderen nur die Centriolen gesehen haben, ein zweiter, daß da und dort die durch mangelhafte Konservierung verdorbenen Strukturen als normal betrachtet worden sind.

Bezüglich der Methode bemerke ich, daß alle im folgenden besprochenen Präparate mit Pikrinessigsäure gehärtet worden sind. Schon früher hatte sich mir dieses von O. und R. HERTWIG für Seeigel-Eier eingeführte Härtungsmittel vorzüglich bewährt. Um aber auch die Wirkung anderer Methoden auf diese Eier kennen zu lernen, veranlaßte ich Herrn W. R. COE, bei einem Aufenthalt in Neapel die verschiedensten Konservierungsflüssigkeiten zu versuchen. Die Schnitte lehrten jedoch, daß keines der angewandten Mittel die Pikrinessigsäure übertrifft, ja daß die meisten ihr nicht entfernt gleichkommen.

Mein Verfahren war neuerdings dies, daß die Eier etwa 8 Tage in der Pikrinessigsäure verweilten und dann mit äußerster Langsamkeit ausgewaschen wurden, derart, daß zuerst successive kleine Mengen von 50-proz. Alkohol zugesetzt wurden, dann ebenso allmählich 70-proz. u. s. f. Ich wandte diese vorsichtige Behandlung an, weil ich an anderen Serien die Erfahrung gemacht hatte, daß auf gewissen Stadien sehr häufig durch Schrumpfung und Zerreißungen die im folgenden zu betrachtenden Strukturen fast gänzlich vernichtet werden, wie auch die Angaben der Litteratur zum Teil auf solche Bilder gegründet sind. Ob wirklich das lange Härten und das allmähliche Ueberführen von einer Flüssigkeit in die andere die Ursache ist: jedenfalls fehlen an dem so behandelten Material derartige Zerstörungen nahezu ganz.

So sehr nun auch alle Anzeichen dafür sprechen, daß die Konservierung der in dieser Arbeit besprochenen Präparate eine gute ist, so muß doch eine gewisse Variabilität der Bilder, besonders in den feinsten Verhältnissen, davor warnen, alles, was an den einzelnen Präparaten zu sehen ist, als dem lebenden Zustand völlig entsprechend zu betrachten. Ich bemerke dies hauptsächlich deshalb, weil manches in meinen Schnitten sichtbare Detail eine ausführlichere Besprechung finden müßte, wenn mir

nicht mein stets wachsendes Mißtrauen gegen die Zuverlässigkeit unserer Methoden, soweit es sich um feinste Zellstrukturen handelt, eine beträchtliche Zurückhaltung auferlegen würde. Daß die Vorgänge, auf die ich hier Gewicht lege, sich im wesentlichen so abspielen, wie ich sie beschreibe, darüber wird die Succession der einzelnen Stadien keinen Zweifel lassen.

Von praktischer Wichtigkeit ist die merkwürdige Erscheinung, daß sich anscheinend ganz gleich konservierte Serien von Echinus-Eiern der Eisenhämatoxylin-Färbung gegenüber ganz verschieden verhalten können: in dem einen Falle — an solchen Objekten habe ich früher den Befruchtungsvorgang untersucht — lassen sich durch Eisenhämatoxylin die Centrosomen sehr deutlich darstellen, wogegen ein Nachweis der Centriolen nicht gelingt, im anderen Falle bringt die Eisenhämatoxylin-Methode auf den meisten Stadien nur diese Körner als schwarze Pünktchen zu deutlicher Anschauung. Leider fehlt mir jeglicher Anhaltspunkt, um zu bestimmen, worauf diese Verschiedenheit beruhen könnte. So lange nicht eine Konservierungs- und Färbungsmethode ausfindig gemacht ist, die im gleichen Präparat beide Gebilde deutlich sichtbar macht, so lange wird die Beschaffenheit und Teilung der Centrosomen des Seeigel-Eies nur durch Kombination dieser beiden Arten von Präparaten genau erforschbar sein.

Ich beschreibe zuerst jene Serie, an welcher die Centrosomen besonders gut hervortreten. Dabei beginne ich mit dem Stadium der fertigen ersten Teilungsfigur und verfolge von hier die Schicksale des Centrosoms bis annähernd zu dem gleichen Zustand in den beiden primären Furchungszellen.

Fig. 27 (Taf. III) zeigt einen Schnitt durch ein Ei mit fertiger erster Furchungsspindel. Wie ich früher beschrieben habe, finde ich hier die Centrosomen als wohlbegrenzte kugelige Gebilde von beträchtlicher Größe. Wie klar sich diese Kugeln darstellen lassen, lehrt die Abbildung, die in keiner Weise übertrieben ist. Der Verdacht, der gegen meine frühere Angabe ausgesprochen wurde, daß es sich in dem, was ich hier Centrosom nenne, um einen Teil der „Sphäre“ handle, muß angesichts dieses Bildes für jeden, der weiß, was VAN BENEDEN als „sphère attractive“ bezeichnet hat, hinfällig werden. Sphäre in diesem Präparat wäre der dichtere Strahlenbereich, von welchem nach außen mehr vereinzelte Radian ausstrahlen; der helle Hof im Umkreis des kugeligen Körpers könnte als VAN BENEDEN's „Markschicht“ aufgefaßt werden. Der kugelige Körper selbst, welcher nicht einen Teil des Strahlen-

systems, sondern dessen Centrum darstellt, ist das Centralkörperchen oder Centrosoma.

Ob die deutliche Abhebung desselben von der Astrosphäre durch den hellen Hof dem lebenden Zustand völlig entspricht, lasse ich unentschieden. Ich besitze Präparate, wo sich stark gefärbte Radien bis an das Centrosom verfolgen lassen. Doch könnten diese Verschiedenheiten sehr wohl Stadiumsunterschiede sein. Denn wenn man sieht, wie sehr sich der Bereich um das Centrosom später aufhellt (Fig. 28, 29), so dürfte der Hof in Fig. 27 wohl der erste Anfang dazu sein. Aber auch wenn es sich hier um ein Artefakt handeln sollte, würde doch das regelmäßige Eintreten einer solchen in vielen hundert Fällen beobachteten Abhebung den Beweis liefern, daß an jener Stelle zwei ganz verschiedenartige Zellbestandteile aneinander grenzen.

Zur Ergänzung des Gesagten führe ich vor allem die Bilder an, die man erhält, wenn man ungefärbte Schnitte in Wasser untersucht. Man erkennt dann im Centrum der Strahlung einen sehr stark lichtbrechenden, kreisrunden Fleck von der in Fig. 27 gezeichneten Größe, der besonders bei schwächerer Vergrößerung mit großer Schärfe aus der Umgebung hervorleuchtet. Der Effekt ist ungefähr der eines Actinosphaerium-Kerns im lebenden Zustande, nur wesentlich deutlicher. Daß ein besonderer, von der Umgebung stark differenter Körper vorliegen muß, unterliegt danach keinem Zweifel.

Was nun die feinere Zusammensetzung dieses Centralkörperchens anlangt, so läßt sich in seiner Substanz, die ich fortan als Centroplasma bezeichnen will, bei keiner Untersuchungsweise eine Spur einer radiären Struktur erkennen. Im übrigen aber sind die Bilder wechselnd. Das eine Extrem ist eine blasse, gleichmäßig strukturierte Kugel von einer vielleicht schaumigen Beschaffenheit in außerordentlicher Feinheit. Der Ton ist bei Eisenhämatoxylin-Behandlung ein gelbbrauner und der Gegensatz zu den matt-graublauen Radien ein sehr deutlicher. In anderen Fällen, wie dem abgebildeten, halten die Centrosomen das Eisenhämatoxylin in beträchtlicher Menge fest, so daß sie bei schwächerer Vergrößerung als ziemlich dunkle Körper erscheinen. Die Färbung ist aber keine diffuse, sondern auf ein Fädchenwerk lokalisiert, das die ganze Kugel ziemlich gleichmäßig durchsetzt. Der Vergleich mit einem Kerngerüst drängt sich unwillkürlich auf; trotzdem bin ich keineswegs überzeugt, daß diese Strukturen präformiert sind. Endlich habe ich allerdings nicht aus dieser Serie



durch sehr langes (8-tägiges) Belassen in der Farbflüssigkeit Präparate erzielt, wo das Centrosom durch und durch schwarz gefärbt aus vollkommen entfärbter Umgebung hervortritt (Fig. 54, Taf. IV), so daß nun auch diejenigen Forscher, welche für ein Centrosom volle Schwarzfärbung fordern, zufriedengestellt sein dürften.

Fig. 28 (Taf. III) giebt ein Stadium mit noch nahe benachbarten Tochterplatten. Die beiden Centrosomen sind beträchtlich auseinandergerückt, ihr Abstand von der zugehörigen Tochterplatte aber nicht kleiner, als in der vorigen Figur der Abstand von der Aequatorialplatte. Die Entfernung der Schwesterchromosomen voneinander beruht also, wie nebenbei bemerkt sein mag, in den Anfangsstadien nicht auf einer Annäherung derselben an die Pole, sondern sie geht parallel mit einem Auseinanderweichen der Pole selbst. Die Centrosomen sind auf diesem Stadium etwas größer geworden und nicht mehr kugelig, sondern deutlich in der Richtung der Spindelachse abgeplattet. Nicht selten aber erfolgt die Abplattung nicht genau in der Richtung der Spindelachse, sondern etwas schief dazu.

Entsprechend seiner Vergrößerung ist das Centroplasma heller geworden, dadurch auch der Gegensatz zur Umgebung nicht mehr ein so scharfer, wenn auch vollkommen deutlich.

Sehr auffallend hat sich die Astrosphäre verändert. Viele Radien haben sich auf das Doppelte verlängert und erreichen fast die Eiobertfläche. Vor allem aber fällt auf, daß die dichte und stark färbbare Zone der Sphäre — ich will sie kurzweg Verdichtungszone nennen — welche sich in Fig. 54 (Taf. IV) fast direkt dem Centrosom anschließt, nun weit hinausgerückt und daß an ihrer früheren Stätte eine Aufhellung (*zône medullaire*) eingetreten ist, welche jedoch gleichfalls eine äußerst feine Radiarstruktur erkennen läßt.

Fig. 29 (Taf. III). Die Schwesterchromosomen sind weiter auseinandergewichen, die Centrosomen nicht; es hat also inzwischen eine Annäherung der Tochterplatten an die Pole stattgefunden. Die Centrosomen sind sehr stark aufgequollen und dabei äußerst blaß geworden. Ihre Abplattung ist noch deutlicher als in dem vorhergehenden Stadium, und eine entsprechende Umformung macht sich nun auch an den früher kugeligen Sphären bemerkbar.

Fig. 30. Dieses Bild unterscheidet sich hinsichtlich seiner ganzen Konfiguration kaum von dem der Fig. 29, ja die Tochterplatten sind in ihrer Wanderung gegen die Pole im Vergleich zu

Fig. 29 eher noch etwas zurück. Dagegen haben sich hier Umformungen in den Centrosomen vollzogen, die für den weiteren Verlauf von der größten Bedeutung sind. Ich habe Bilder, wie das in Rede stehende, lange Zeit als ungenügend konserviert angesehen; allein sie kehren auf diesem Stadium immer wieder und, was viel wichtiger ist, sie bilden einen fast unabwiesbaren Uebergang zu dem nächsten, in Fig. 31 abgebildeten Stadium, an dessen Realität jeder Zweifel ausgeschlossen ist. Sucht man nach Uebergängen zwischen Fig. 29 und 31, so müssen sie in Bildern, wie dem der Fig. 30, gesehen werden.

An Stelle des zwar wenig hervortretenden, aber immer noch als ein dichter Körper erscheinenden Centrosoms der Fig. 29 finden wir hier, annähernd von gleicher Form und Größe, ein lichtetes Areal, viel heller und offenbar weniger dicht als die umgebende Sphäre, so daß man an die „Astrocoele“ Fol's erinnert wird; in diesem Bereich ist eine dichtere, intensiv färbbare und gegen die Umgebung sehr undeutlich und unregelmäßig abgegrenzte Scheibe entstanden, die, der Abplattung des Centrosoms folgend, auf der Spindelachse annähernd senkrecht steht.

Die Deutung dieses und ähnlicher Bilder kann meines Erachtens nur die sein, daß in dem Centroplasma eine Scheidung vor sich geht in zweierlei Substanzen: eine mehr locker gefügte, wahrscheinlich stark wasserreiche und in eine sehr dichte, welche sich aus jener auf einen scheibenförmigen Bereich zusammenzieht.

Das Ende dieses Prozesses ist erreicht in Fig. 31. Die unregelmäßige Scheibe der Fig. 30 hat sich zu einer dünnen Platte zusammengezogen, die auf dem Durchschnitt wie ein dicker schwarzer, nach beiden Enden sich zuspitzender Strich erscheint. Der lockere Bereich des ursprünglichen Centrosoms dagegen, welcher in der vorigen Figur von der Sphäre noch deutlich abgesetzt ist, hat sich inzwischen untrennbar mit ihr gemischt, und man kann schon auf diesem Stadium erkennen, daß sich die Radiärstruktur der Sphäre, wenn auch sehr verschwommen, durch den hellen Hof hindurch bis in die Nähe der Platte fortsetzt.

Ich möchte den beschriebenen Prozeß in den Satz zusammenfassen: Das Centrosom zieht sich, indem es einen Teil seiner Substanz abstößt, zu einer dünnen, auf der Teilungsachse senkrecht stehenden Platte zusammen.

Wie schon in den vorhergehenden Stadien eine Umformung der Sphäre entsprechend der Abplattung des Centrosoms bemerk-

bar war, so zeigt sich dies nun in ausgeprägtster Weise auf dem in Rede stehenden Stadium. Das Ei ist noch immer kugelig; die Chromosomen beginnen sich zur Bildung der Tochterkerne aufzulockern, doch können neben den abgebildeten plattenförmigen Centrosomen noch völlig kompakte Chromosomen gefunden werden.

Ehe ich in der Betrachtung solcher, die Teilungsachse enthaltenden Schnitte fortfahre, will ich hier eine Besprechung der Bilder einschalten, welche das Centrosom und seine Umgebung auf Schnitten senkrecht zur Teilungsachse sowohl auf den bisher betrachteten, als auch auf einigen noch weiter vorgeschrittenen Stadien gewährt. In den Stadien der Figg. 27—29 sehen die Centrosomen bei polarer Ansicht typischer Weise ganz ebenso aus wie in der Seitenansicht. Ein wesentlicher Unterschied tritt erst hervor, wenn sich das Centrosom zur Platte zusammenzieht. Eine polare Ansicht dieses Stadiums, ungefähr dem der Fig. 30 entsprechend, ist in Fig. 41 (Taf. IV) gezeichnet. Man sieht ein netzig-körniges Areal, nicht völlig rund und sehr unregelmäßig begrenzt, mit vorspringenden Zacken; das ist das in Kontraktion zur Platte befindliche Centrosoma.

Dem Zustand der Fig. 31 (Taf. III) entsprechen polare Ansichten wie die der Fig. 42 (Taf. IV). Man ist vielleicht im ersten Augenblick überrascht, daß das so ungemein scharf ausgeprägte Centrosom der Fig. 31 bei polarer Ansicht ein so zartes verschwommenes Bild geben soll. Allein wenn man bedenkt, wie dünn die Schicht von Centroplasma ist, die hier in der Richtung der optischen Achse vorliegt, so wird man verstehen, daß die beiden Bilder zusammengehören. Die Platte ist nicht kreisrund, sondern länglich-oval, ihr Rand zwar annähernd glatt, aber äußerst zart und unbestimmt, was nicht wunder nehmen kann, wenn man an den anderen Schnitten darauf achtet, zu welcher ungemein feinen Kante sich der Rand zuschärft. Die Radien der Sphäre lassen sich bis unmittelbar an diesen Rand verfolgen, ja es scheint nach Schnitten, wie dem der Fig. 31, als wenn ein besonders starker Kranz von Radien sich an den Rand der Platte ansetze.

Dieses Stadium der Abplattung führt nun fast unmerkbar über zur Zweiteilung des Centrosoms. Betrachtet man ungefärbte Schnitte in Wasser auf dem Stadium später Anaphase oder beginnender Kernrekonstruktion, so kann man an vielen Präparaten bei polarer Ansicht sehr deutlich zwei stärker lichtbrechende Verdichtungen im Innern des Strahlenkranzes wahr-



nehmen. Die entsprechenden Bilder an gefärbten und in Kanadabalsam eingeschlossenen Präparaten sind äußerst zart und auch einigermaßen wechselnd, was zum Teil wohl von verschiedenartiger Konservierung, zum Teil aber sicher von einer nicht geringen Variabilität des Geschehens herrührt. Ich beschreibe eine Serie von Zuständen, die ich weitaus am häufigsten angetroffen habe, und die in der Reihenfolge, in der ich sie angeordnet habe, wohl einer aus dem anderen entstanden zu denken sind.

Schon in der besprochenen Fig. 42 (Taf. IV) zeigt sich in der Mitte des Centrosoms eine von der einen Längsseite zur anderen verlaufende Aufhellung, die als der erste Beginn der Zweiteilung anzusehen sein dürfte. Ein unzweifelhaftes Teilungsstadium giebt Fig. 43. Die Platte hat sich noch weiter gestreckt und ist hantelförmig geworden: zwei rundliche Endanschwellungen sind durch einen breiten Stiel miteinander verbunden. Während die Enden die frühere schaumig-retikuläre Struktur beibehalten haben, ist das Maschenwerk des Verbindungsstieles deutlich zu Längszügen angeordnet.

Von großem Interesse ist das Verhalten der Sphäre. Innerhalb der Verdichtungszone, welche in annähernd rings gleichem Abstand das Centrosom umgiebt, findet sich ein lichteres Areal von einer ungemein feinen und verwickelten Struktur. Während hier einerseits Faserzüge sichtbar sind, welche sich als Fortsetzungen der peripheren alten Radien nach innen verfolgen lassen, stellen sich die angeschwollenen Enden der Centropalmascheibe als neue Strahlencentren dar, was besonders in dem Auftreten von Radiensystemen, die dem Aequator zustreben und sich hier mit denen der anderen Seite durchkreuzen, zum Ausdruck kommt. Auch in der Verdichtungszone, deren Radien in der Hauptsache noch auf das Centrosom als Ganzes centriert sind, macht sich doch auch schon der Einfluß der beiden neuen Centren in einer deutlichen Ablenkung einzelner Radien bemerkbar. Es ist dies in der Zeichnung einigermaßen angedeutet, doch ist es kaum möglich, den Eindruck des Präparates selbst vollkommen wiederzugeben.

Die vorzügliche Erhaltung dieser so außerordentlich zarten Strukturen scheint mir ein sicherer Beweis dafür zu sein, daß die Konservierung der Präparate im wesentlichen dem lebenden Zustand entspricht.

Das Bild der Fig. 44 (Taf. IV) schließt sich dem beschriebenen eng an. Die Zweiteilung ist dadurch eine noch schärfere geworden, daß der Verbindungsstiel sich erheblich verdünnt hat.

Die Endanschwellungen, die in ihrer Form sich einem Rhombus nähern, heben sich nun viel auffallender ab. Die Sphäre verhält sich wie im vorigen Bild, nur haben die beiden innerhalb des alten Systems entstandenen neuen Strahlensysteme entschieden an Deutlichkeit gewonnen.

Kehren wir nun von diesen polaren Ansichten wieder zu Schnitten zurück, welche die Teilungsachse der Länge nach enthalten, so ist es klar, daß die Bilder verschieden sein müssen, je nach der Richtung, in welcher der Schnitt die sich streckenden und zur Teilung vorbereitenden Centrosomen getroffen hat. In dem Schnitt der oben schon besprochenen Fig. 31 (Taf. III) sind offenbar die beiden Centrosomen nach ihrem größten Durchmesser getroffen; eine leichte Aufhellung, bzw. Verdünnung in der Mitte spricht dafür, daß der Zustand ziemlich genau dem der Fig. 42 entspricht.

Durchschnitte, welche den in Fig. 43 und Fig. 44 abgebildeten Flächenansichten des Centrosoms entsprechen, sind in Fig. 32 (Taf. III) und 49 (Taf. IV) wiedergegeben. Fig. 32 zeigt den seltenen Fall, daß die Teilungsrichtungen der beiden Centrosomen nicht parallel, sondern senkrecht zu einander stehen. Das linke Centrosom ist der Länge nach getroffen; man erkennt ganz deutlich die in den Flächenansichten allerdings viel stärker ausgeprägte Zweiteilung. Wie dort, so läßt sich auch hier erkennen, daß die beiden Endanschwellungen zu den Centren von zwei neuen Radiensystemen geworden sind. Ein fast identisches Bild zeigt das in Fig. 49 (Taf. IV) dargestellte Ei; doch ist gerade hier der Verlauf der neuen Radien besonders klar zu verfolgen. Die Anordnung derselben läßt keinen Zweifel, daß die Radien eines jeden der beiden neuen Systeme nicht auf einen Punkt hinstreben, sondern daß die Endanschwellung der bisquitförmigen Platte als Ganzes den Strahlenmittelpunkt bildet.

Auf der rechten Seite der Fig. 32 ist das Centrosom senkrecht zu seiner Längsrichtung getroffen, und zwar enthält der der Zeichnung zu Grunde liegende Schnitt die eine Endanschwellung in Gestalt eines nach den Seiten kantig zugeschärfen Körpers, von dem ringsum, am stärksten aber von den Kanten, Radien entspringen.

Wenn durch die beschriebenen Prozesse auch bereits die beiden Tochtercentrosomen angelegt sind, so dauert es doch noch

sehr lange, ehe sie zu vollständiger Selbständigkeit gelangen; bis nach voller Ausbildung der Kerne bleiben sie aneinander gekoppelt. Die wichtigste Weiterbildung während dieser Periode ist die, daß die Zusammenziehung des Centrosoms, die zunächst nur in der Richtung der Teilungsachse stattgefunden und zur Abplattung geführt hat, sich nun auch in allen anderen Richtungen vollzieht, so daß das bisquitförmige Gebilde unter Beibehaltung dieser Form beträchtlich kleiner wird und dabei entsprechend an Färbbarkeit gewinnt. Ob diese Verkleinerung stets so weit geht, wie meine Abbildungen zeigen, ist nicht ganz sicher festzustellen, da der jeweilige Zustand des Kernes und auch die Durchschnürung des Zellkörpers nicht immer genau mit der nämlichen Phase in der Umwandlung der Centrosomen parallel geht.

Ich verweise zunächst auf die polare Ansicht der Fig. 45 (Taf. IV), die sich leicht aus dem Zustand der Fig. 44 ableiten läßt. Die beiden Enden des Centrosoms sind noch annähernd rhombisch, aber viel dichter geworden; besonders intensiv färbbar ist der ganz kompakt gewordene Verbindungsstiel. Die Sphäre hat sich kaum verändert; nur die beiden neuen Radiensysteme prägen sich noch schärfer als früher aus.

Durchschnitte in der Richtung der alten Teilungsachse aus dieser Periode sind in Fig. 50 und 51 wiedergegeben. Sie zeigen gleichfalls die auffallende Verkleinerung des Doppelcentrosoms, die in Fig. 50 ihren höchsten Grad erreicht hat. Zugleich lehren diese Bilder, wie sich das Centrosom dem entstehenden und wachsenden Kern annähert, bis es sich in seiner ganzen Länge der Kernmembran anschmiegt. Demgemäß ist auch in den entsprechenden Polaransichten stets wenigstens eine Kappe des Kernes mit in dem Schnitt enthalten, doch wurde dies vernachlässigt, um die Deutlichkeit des Bildes nicht zu beeinträchtigen.

Allmählich findet wieder eine Streckung des hantelförmigen Centrosoms statt, wie die Polaransicht Fig. 47 (Taf. IV) erkennen läßt. Der Stiel der Hantel verlängert sich und scheint sehr häufig leicht S-förmig gekrümmt zu sein. Die Endanschwellungen sind wenig hervortretend; nicht selten fand ich sie in eine oder einige feine Spitzen ausgezogen, wie dies in Fig. 47 zu sehen ist. Mit größter Deutlichkeit treten nun die beiden neuen Radiensysteme hervor. Aber auch die alte Astrosphäre ist noch nicht erloschen, ihre Verdichtungszone formt sich ganz parallel mit der Streckung des Centrosoms um, und der Verlauf der peripheren Radien weist noch größtenteils auf das alte einheitliche Centrum hin, wenn auch



bereits die neuen Centren anfangen, ihre Wirkung bis in die Peripherie zu erstrecken. Es kommen dabei Bilder zustande, die sich kaum zeichnen lassen: eine Durchkreuzung des alten und der neuen Systeme, die ich früher (12) nach dem Leben als das Stadium der „Strahlenverwirrung“ beschrieben habe.

Ein Längsdurchschnitt durch das sich teilende Ei während der Streckungsperiode des Centrosoms ist in Fig. 33 (Taf. III) wiedergegeben; die beiden Centrosomen sind der Länge nach zu sehen. Hier treten die Endanschwellungen gar nicht hervor; nur durch die darauf gerichteten neuen Radien werden sie markiert. Sie streben beiderseits über den Kern hinaus, der in seiner Form sehr auffallend von dem Centrosom beeinflusst ist. Es scheint in der Kernvakuole eine Tendenz vorhanden zu sein, sich möglichst dicht dem schwach gekrümmten und hierin wahrscheinlich seinerseits vom Kerne beeinflussten Centrosom anzuschmiegen. Zum letzten Mal begegnet uns hier die Verdichtungszone der alten Sphäre, in ihrer Form bestimmt durch die in ihr gelegenen Gebilde: Centrosom und Kern.

Die allmähliche Umgestaltung dieser Verdichtungszone von der Kugelform bis zu dem eben beschriebenen Stadium stimmt aufs beste überein mit dem, was man an lebenden Eiern sieht und was bis auf diesen Tag durch die alten Zeichnungen von O. HERTWIG (60, Taf. XII) noch immer am besten illustriert wird. Was dort als homogener, körnchenfreier Fleck erscheint, entspricht genau dem Bereich, der in meinen Figuren durch die äußere Grenze der Verdichtungszone (Sphäre im Sinne VAN BENEDEN's) markiert wird. Damit ist für die bisher noch immer unsicher gewesene Deutung der Bilder, die das lebende Seeigel-Ei gewährt, eine Grundlage gegeben, die vor allem zu dem Satze führt, daß wir von denjenigen Teilen, welche im Präparat den deutlichsten radiären Bau besitzen, nämlich von der Verdichtungszone der Sphäre und von allem, was innerhalb derselben gelegen ist, im Leben gar nichts wahrnehmen, so daß man annehmen muß, daß die Sphären-Radien im lebenden Seeigel-Ei überhaupt nur indirekt, d. h. dann sichtbar werden, wenn zwischengelagerte Eibestandteile, wie die Dotterkörnchen, durch die Radien in entsprechende Radiärbahnen angeordnet werden.

Solange nun auch bereits die beiden Tochtercentrosomen angelegt sind und eine gewisse Wirkung auf ihre Umgebung entfalten, so ist es doch erst nach der vollen Durchschnürung des Eies in zwei Zellen, daß die Enden unseres Doppelcentrosoms sich

schärfer individualisieren und, in gegenseitiger Beschränkung, den ganzen Zelleib zu beherrschen beginnen. Leider geht mein Material mit dieser Phase zu Ende, und nur einzelne in der Entwicklung vorausgeeilte Eier setzen mich in den Stand, den Vorgang der Centrosomteilung noch über einige weitere Stadien zu verfolgen.

Zwei Präparate des Zweizellenstadiums nach eben erfolgter Durchschnürung sind in Fig. 34 und 35 (Taf. III) abgebildet. Die beiden Schnitte, beide die alte Teilungsachse enthaltend, stehen auf einander senkrecht. Fig. 34 zeigt den abermals gewachsenen Centrosombügel der Länge nach. Seine Enden, die beiden Tochtercentrosomen, sind entschieden gewachsen und heben sich deutlicher von dem Verbindungsstiel ab. Sie haben dabei an Färbbarkeit verloren und lassen wieder deutlicher eine retikuläre Struktur erkennen. Die von ihnen entspringenden neuen Radien haben sich mächtig verstärkt, vermehrt und in die Peripherie ausgedehnt. Damit ist die alte Sphäre verschwunden.

Zur Ergänzung dient Fig. 35, in welcher der in der Mitte durchschnittene Verbindungsstiel des Doppelcentrosoms als ein der Kernmembran anliegender, unregelmäßig begrenzter schwarzer Punkt erscheint. Wer solche Bilder, die oft ungemein scharf sind, zum ersten Mal sieht, könnte leicht auf den Gedanken kommen, das ganze Centrosom vor sich zu haben; allein schon der Vergleich mit den Nachbarschnitten des gleichen Eies lehrt, daß es nur ein Durchschnitt durch den Bügel ist. Ich habe in Fig. 40a—d (Taf. III) 4 aufeinander folgende Schnitte durch ein ähnliches Ei abgebildet, welche diese Verhältnisse sehr klar illustrieren. Von der linken Furchungszelle sieht man in a das angeschnittene Ende des einen Tochtercentrosoms, in b dessen Hauptmasse neben einem Anschnitt des Kernes, in c den Kern in seiner größten Ausdehnung getroffen, ihm anliegend den aus 2 Fasern bestehenden Verbindungsstiel, in d das andere Tochtercentrosom. In der rechten Zelle zeigt der Schnitt a das eine Ende des Kernes, an ihm herablaufend den Verbindungsstiel, in das eine Tochtercentrosom übergehend, b enthält den Hauptteil des Kernes und den durchschnittenen Bügel, c das andere Tochtercentrosom, von dem ein kleines Endchen noch in d enthalten ist.

Je nach der Schnitttrichtung stellt sich demnach das in Teilung begriffene Centrosom in sehr wechselnder Weise dar; doch lassen sich, wenn man einmal die Verhältnisse richtig erkannt hat, die verschiedenen Bilder leicht aufeinander beziehen.

Es macht den Eindruck, als sei es der Verbindungsstiel, der durch seine Streckung die Centrosomen auseinander schiebt, bis sie an nahezu entgegengesetzten Seiten des Kernes angelangt sind (Fig. 34 und 52). Ist dieser Zustand erreicht, so beginnt sich der Stiel rückzubilden. Ein Bild dieser Art in polarer Ansicht, welches in diesem Punkte die genauesten Aufschlüsse giebt, ist in Fig. 48 (Taf. IV) wiedergegeben; der Kern ist hier in seiner größten Ausdehnung eingetragen. Die jungen Tochtercentrosomen ragen zapfenartig über den Kern, dem sie mit etwas verbreiterter Basis aufsitzen, hinaus. Verfolgt man nun von diesem optischen Schnitte aus durch allmähliches Heben des Tubus die Kernoberfläche, so erkennt man, daß sich zwischen den beiden Centrosomen noch Reste des früheren Bügels in Gestalt einiger unregelmäßiger Stränge hinziehen. Dieses und ähnliche Bilder sprechen dafür, daß der Bügel unter allmählicher Auffaserung in loco aufgelöst, also nicht in die beiden Tochtercentrosomen eingezogen wird.

Das letzte Stadium, welches ich von dieser Serie besitze, ist das in Fig. 36 (Taf. III) abgebildete. Die beiden Zellen sind nicht genau im gleichen Zustande; in der linken ist der Bügel zwischen den beiden Centrosomen noch deutlich nachweisbar, wenn auch bereits in Entartung begriffen, die Centrosomen selbst liegen bereits an nahezu opponierten Kernseiten, sind aber noch in der Richtung ihres Verbindungsstieles verlängert und imponieren noch immer als Endanschwellungen desselben. In der rechten Zelle ist von dem Bügel nichts mehr vorhanden; die Tochtercentrosomen sind dadurch ganz unabhängig voneinander geworden, sie haben sich mehr konzentriert und sitzen in Gestalt kurzer, abgestumpfter Kegel der Kernmembran auf. Eine mächtige Doppelstrahlung durchsetzt den ganzen Zellkörper.

Damit sind wir unserem Ausgangsstadium, der fertigen Teilungsfigur, wenigstens so weit wieder nahe gekommen, daß die Lücke, die uns noch davon trennt, leicht überbrückt werden kann. Der Hauptunterschied besteht darin, daß in der fertigen Spindel, wie sie Fig. 27 vom Ei zeigt, die Centrosomen noch etwas größer und kugelig geworden sind, sodann daß die Astrosphäre sich wesentlich geändert hat, indem die peripheren Radien zum größten Teil rückgebildet und um das Centrosoma eine Aufhellung eingetreten ist, welche dieses Körperchen nun mit voller Deutlichkeit als etwas Specificisches hervortreten läßt. In welcher Weise dieses letztere Bild aus dem in Fig. 36 entsteht, darüber kann eine



Meinungsverschiedenheit kaum stattfinden, so daß ich auf eine nähere Erörterung verzichten darf.

Vergleicht man Bilder, wie Fig. 36, 48, 52 und 53, mit einander, so fallen weitgehende Verschiedenheiten in der Gestalt der sich bildenden Tochtercentrosomen auf, von den gedrungenen Körpern der Fig. 36 bis zu den weit über den Kern hinausragenden dünnen Stiften der Fig. 53. Wie weit hierfür Phasenunterschiede, wie weit individuelle Variationen bedingend sind, vermag ich bei der Spärlichkeit, mit der diese Stadien in meinem Material vertreten sind, nicht zu entscheiden. Der Zustand der Fig. 53, den ich so ausgeprägt nur in diesem einen Ei gefunden habe, dürfte wohl als Ausnahme anzusehen sein. Doch ist er gerade von besonderem Interesse wegen der Richtung der Sphärenstrahlen, worauf ich im allgemeinen Teil zurückkommen werde.

---

Seit dem Erscheinen meiner Arbeit über die Centrosomen im befruchteten Seeigel-Ei (17) sind von verschiedenen Seiten, von M. D. HILL (67), von KOSTANECKI (72), zuletzt von ERLANGER (36) in den Sphären dieser Eier kleine, in Eisenhämatoxylin intensiv färbbare Körner nachgewiesen worden, die, in einem verschieden sich darstellenden „Hof“ gelegen, von allen diesen Autoren als Centrosomen in Anspruch genommen werden. Daß ein solches Korn in dem von mir beschriebenen und im Vorstehenden wohl über jeden Zweifel nachgewiesenen Centrosoma vorhanden sei, konnte mich um so weniger überraschen, als ich ja selbst zuerst in dem Centrosom des *Ascaris*-Eies ein derartiges „Centralkorn“ aufgefunden hatte. Es ist also der Nachweis dieses Gebildes nicht etwa, wie man es darzustellen beliebt hat, eine Widerlegung meiner Auffassung, sondern nur eine mir sehr willkommene Ergänzung zu meinen Beobachtungen gewesen. Ich hatte selbst, eben auf Grund meiner Erfahrungen an *Ascaris*, eifrig nach diesem Korn im Seeigel-Ei gesucht, aber vergeblich. Daß ich es, falls es an meinen damaligen, im Vorstehenden genauer beschriebenen Präparaten überhaupt darstellbar wäre, hätte finden können, möchte ich glauben.

In der That zeigte mir schon im Jahre 1896 eine in Neapel zu anderen Zwecken in Pikrinessigsäure eingelegte Serie von *Echinus*-Eiern, die mit *Strongylocentrotus*-Samen befruchtet waren, diese Centralkörner in jedem Präparat, und ebenso sind sie in einer mir von Herrn Kollegen SOBOTTA gütigst besorgten Serie

von *Echinus microtuberculatus*, gleichfalls in Pikrinessigsäure konserviert, aufs klarste zu sehen. Die im folgenden beschriebenen Präparate stammen sämtlich aus dieser letzteren Serie.

Schon oben habe ich auf die höchst merkwürdige Thatsache aufmerksam gemacht, daß sich die Centrosomen dieser Serie ganz anders gegen Eisenhämatoxylin verhalten als die der zuerst beschriebenen. Dort sind die mit Eisenhämatoxylin behandelten Centrosomen auf dem Stadium der Aequatorialplatte gewöhnlich mäßig gefärbt, sie nehmen mit ihrer Aufquellung immer mehr an Färbbarkeit und damit an Deutlichkeit ab. Erst das zur Platte zusammengezogene Centrosom färbt sich intensiver, um auf dem Stadium der verkleinerten Hantel die größte Affinität für den Farbstoff zu gewinnen, die dann allmählich wieder abnimmt.

Die zweite Serie verhält sich fast genau umgekehrt. Hier nimmt die Färbbarkeit der Centrosomen im allgemeinen mit der Vergrößerung zu, so daß die kolossal aufgequollenen Centrop lasmen, wie sie in Fig. 58 (Taf. V) gezeichnet sind, in einer ganz hellen Umgebung nahezu schwarz gefärbt sein können. Wenn dann die Hauptmasse des Centrop lasmas abgestoßen wird und das hantelförmige Doppelcentrosom sich zu differenzieren beginnt, nimmt die Färbbarkeit ab und zwar in dem Maße, daß die dem Kern angeschmiegte Hantel nicht die leiseste Spur von Farbe festzuhalten vermag und so stets als ein helleres Areal aus der Umgebung absticht. Die Tochtercentrosomen bewahren diese Eigenschaft bis ungefähr zur Zeit der Kernauflösung; dann werden sie wieder färbbar. — Aber nicht nur das Verhalten gegen unsere Reagentien ist in diesen Eiern ein anderes; auch der Verlauf der Teilungsprozesse weicht nicht unerheblich von dem, was die andere Serie zeigte, ab.

Ich beginne auch hier mit dem Stadium der fertigen ersten Furchungsspindel. Betrachtet man ungefärbte Schnitte in Wasser mit mäßiger Vergrößerung (Obj. 7 von LEITZ), so treten, fast noch schärfer als in der anderen Serie, die Centrosomen mit außerordentlicher Klarheit als stark lichtbrechende Kugeln hervor. So schwer es manchem modernen Zellenforscher fallen mag, ein Objekt in dieser einfachen Weise zu betrachten, so möchte ich doch dringend empfehlen, diese Art der Untersuchung wenigstens einmal anzuwenden, da dann sofort jeder Zweifel an der Richtigkeit meiner Angaben schwinden wird.

Bei der Behandlung mit Eisenhämatoxylin verhalten sich die Centrosomen etwas verschieden. In manchen Fällen bleiben sie

ziemlich dunkel und heben sich dann ebenso klar von der Umgebung ab, wie die der Fig. 27 (Taf. III), ja selbst volle Schwarzfärbung kann, wie Fig. 54 (Taf. IV) lehrt, erzielt werden. Gewöhnlich aber zeigen sie bei stärkerer Entfärbung nur einen bräunlichen Ton, der sie wenig hervortreten läßt. Das Centroplasma dieser Serie macht auf dem in Rede stehenden Stadium einen nahezu homogenen Eindruck. Ist die Entfärbung genügend vorgeschritten, so lassen sich in einem Ei wie im anderen die Centriolen nachweisen als schwarze Pünktchen, deren ungefähre Größe aus Fig. 56 und 57 (Taf. V) zu ersehen ist. Ich glaube, daß auf dem Stadium der Aequatorialplatte bereits in jedem Centrosom zwei Centriolen vorhanden sind<sup>1)</sup>. Die seltenen Fälle, wo nur eines zu sehen ist, dürften wohl durch Deckung zu erklären sein. In allen gut konservierten Eiern fand ich die Schwestercentriolen, soweit sich dies schätzen läßt, von gleicher Größe und als einfache Pünktchen, die so klein sind, daß ich eine Angabe über ihre Form für unmöglich halte. In einer anderen Serie dagegen, die nach allen Anzeichen viel weniger gut konserviert ist, finde ich an Stelle dieser Körnchen beträchtlich größere und oft unregelmäßig zackige oder wie aus mehreren Teilchen zusammengesetzte Gebilde, die ich bei ihrer großen Variabilität für Artefakte halten muß, und die, wie mir scheint, so zu erklären sind, daß bei der Konservierung Teile des Centroplasmas sich um die Centriolen zusammengebacken und so eine größere färbbare Masse gebildet haben.

Bezüglich der Lagerung der beiden Schwestercentriolen ist vor allem die Thatsache erwähnenswert, daß ihre Verbindungslinie zur Achse der karyokinetischen Figur jede beliebige Stellung einnehmen kann, und daß auch zwischen den beiden Centrosomen keinerlei Beziehung in der Stellung ihrer Centriolen zu bestehen scheint. Ich beschränke mich auf die Wiedergabe eines Falles, wo die Centriolen in dem rechten Centrosom in der gleichen optischen Ebene liegen und ihre Verbindungslinie mit der alten Teilungsachse einen spitzen Winkel bildet, während im linken das eine bei höherer, das andere bei tieferer Einstellung sichtbar wird und ihre Verbindungslinie auf der Teilungsachse ungefähr senkrecht steht.

--

1) KOSTANECKI (72) hat in Fig. 8 einen Fall abgebildet, wo schon neben dem ersten Furchungskern in dem einen Pole 2 Centriolen vorliegen.



Fast stets finde ich die Entfernung der Schwestercentriolen voneinander annähernd so, wie in dem rechten Centrosom der Fig. 56 (Taf. V); sie liegen meist in einem Durchmesser des kugeligen Centrosoms und das eine so weit von der Oberfläche abstehend, wie das andere. Doch kommen recht merkbare Abweichungen von dieser Regel vor.

Die Figg. 57 und 58 zeigen Stadien, wie sie in Fig. 28—30 von der anderen Serie gezeichnet sind; die allgemeine Uebereinstimmung ist leicht zu konstatieren, wenn auch der Habitus der Präparate ein ziemlich verschiedenartiger ist. Am auffallendsten verschieden ist das Verhalten der Centrosomen, welche mit ihrem Wachstum das Eisenhämatoxylin immer zäher festhalten. Man könnte denken, das Präparat der Fig. 58 sei weniger entfärbt, allein dieser Einwurf wird sofort hinfällig, wenn man sieht, daß in einem und demselben Schnitt ganz ausnahmslos die Centrosomen auf Stadien der Fig. 56 blaß, auf denen der Fig. 58 tief dunkelgrau und die mittleren Zustände entsprechend zwischen beiden gefärbt sind. Bei dieser Umwandlung verändert sich auch das Gefüge des Centroplasmas, es nimmt an denjenigen Präparaten, die ich für die besten halte, eine mit der Vergrößerung immer deutlicher hervortretende wabige Struktur an. In anderen Präparaten zeigen sich mehr netzige Bildungen, mit stark färbbaren Körnchen durchsetzt.

Wie wir an der anderen Serie konstatiert haben, so ist auch hier die Vergrößerung der Centrosomen mit einer Formveränderung verbunden, für deren Feststellung vor allem Schnitte senkrecht zur Teilungsachse, da sie vollkommen eindeutig sind, in Betracht kommen. Sie lehren, in Kombination mit Schnitten, welche die Teilungsachse enthalten, daß die Centrosomen bei ihrer Vergrößerung zunächst kugelig bleiben. Dann platten sie sich in der Richtung der Teilungsachse ab, sehen also bei polarer Ansicht noch kreisrund aus (Fig. 60); sie sind linsenförmig geworden. Endlich strecken sie sich in einer zur alten Teilungsachse senkrechten Richtung. Diese Endform ist aus Fig. 58 und 62 zu ersehen. In manchen Fällen scheint die Streckung mit der Abplattung Hand in Hand zu gehen, so daß die Linsenform übersprungen wird. Wir wollen nun hier Halt machen, um uns den Schicksalen der Centriolen während der besprochenen Periode zuzuwenden. Sowohl die dunklere Färbung des Centroplasmas als besonders seine veränderte Struktur erschwert auf diesen Stadien die Auffindung dieser Körperchen ungemein, ja macht sie in sehr

vielen Fällen unmöglich. Schon im Stadium der Fig. 57 beginnt sich dies geltend zu machen; doch gelang es mir hier meistens noch, die Centriolen unzweifelhaft zu erkennen. Von späteren Stadien dagegen sind mir nur sehr wenige Präparate zu Gesicht gekommen, wo nicht wenigstens einige Körnchen im Centroplasma verstreut waren, die nach Größe und Färbbarkeit ebenso gut Centriolen sein könnten wie die beiden, die wir zur Zeit der Aequatorialplatte gefunden haben. In der Regel sind auf Stadien, wie dem der Fig. 58, zahlreiche solche Körnchen vorhanden. Sollte hier eine Vermehrung der Centriolen eingetreten sein, wie WILSON sie angenommen hat? Ich glaube, daß diese Annahme, so naheliegend sie einmal sein mochte, heute als sehr unwahrscheinlich bezeichnet werden muß. Der Uebergang der beiden in einem Spindelpol gelegenen Centriolen auf die zwei nächsten Pole ist für mehrere Objekte über allen Zweifel sichergestellt, und es ist gewiß von vornherein anzunehmen, daß überall, wo im Muttercentrosom 2 solche Körnchen vorhanden sind, ihre Bestimmung die gleiche sein wird. Man werfe einstweilen einen Blick auf Fig. 68, von welchem Stadium an mir der Nachweis je eines Centriols in den beiden auseinanderweichenden Tochtercentrosomen in fast allen genauer analysierten Fällen wieder mit Sicherheit möglich war. Sollten diese Centriolen Neubildungen sein? Oder sollten sie ausgewählt sein aus den auf eine große Zahl vermehrten Centriolen des Muttercentrosoms? Hier wird doch, ehe zwingende Gründe dagegen sprechen, die Annahme die meiste Berechtigung haben, daß die beiden Centriolen unverändert fortbestehen und nur durch neben ihnen auftretende Körnchen von gleichem Aussehen — und wie unendlich wenig will dies bei Gebilden von solcher Kleinheit sagen — für einige Zeit nicht mehr erkennbar sind. Im übrigen sprechen meine Präparate entschieden gegen eine Entstehung dieser letzteren Körnchen durch Teilung der beiden Centriolen. Denn auf Stadien, wie dem der Fig. 57, wo die ersten überzähligen Körnchen aufzutreten pflegen, finde ich sie oft in der Peripherie des Centrosoms, in weitem Abstand von den beiden unverändert erscheinenden primären.

Das Wichtigste aber ist der Umstand, daß in den besprochenen ungünstigen Stadien sehr häufig eine besondere Struktur im Centroplasma nachweisbar ist, durch welche 2 Körnchen vor den anderen ausgezeichnet werden, so daß es kaum zu kühn sein dürfte, sie als die Centriolen in Anspruch zu nehmen. Diese Struktur ist eine fadenförmige Differenzierung, wie sie in Fig. 59, 60, 61 und 62

gezeichnet ist. Ich habe sie in so vielen Fällen gesehen, daß an eine Zufälligkeit des Präparates nicht zu denken ist. In seitlichen Ansichten der Teilungsfigur ist das Bild sehr ähnlich demjenigen der Platte in den Centrosomen der anderen Serie (Fig. 59), und es liegt auch in der That, wie verschiedene Einstellung lehrt, eine solche scheibenförmige Verdichtung hier vor. Allein in dieser ist, wie die Polaransichten ergeben (Fig. 60 u. 62), noch ein besonderes Fädchen vorhanden. Von Wichtigkeit ist nun, daß schon auf Stadien, wo die etwas auseinandergerückten Centriolen noch mit voller Sicherheit diagnostiziert werden können (Fig. 57), ein in wechselnder Weise sich darstellender Verbindungsstrang zwischen ihnen nachweisbar ist. Diesen Strang halte ich für identisch mit dem späteren Fädchen, und 2 an den Enden dieses Fädchens mehr oder weniger deutlich hervortretende Körnchen müssen dann die Centriolen sein. Am klarsten fand ich diese Verhältnisse auf einem Objektträger, den ich mehr als 14 Tage in der Hämatoxylinlösung belassen und dann sehr lange mit der Eisenlösung behandelt hatte. Fig. 61 ist diesem Präparat entnommen. Es zeigt sich hier ein hellerer Hof im Umkreis des Fädchens, so daß dieses mit seinen Endkörnchen in aller nur wünschenswerten Deutlichkeit hervortritt <sup>1)</sup>. Auch ist gerade dieses Präparat durch das Fehlen anderer Körnchen sehr günstig. Aber auch, wo zahlreiche solche Körnchen vorhanden sind, wird man durch Vergleichung einer großen Zahl von Präparaten zu der Ueberzeugung gelangen, daß 2 von ihnen, immer an gleicher ausgezeichneten Stelle wiederkehrend, von besonderer Art sind.

Ist dieses richtig, so ergibt sich aus der Vergleichung der einzelnen Stadien, daß die Verbindungslinie der Centriolen, die anfänglich jede beliebige Stellung einnehmen kann, später in bestimmter Weise orientiert wird. Sie stellt sich, wie mir scheint, zunächst senkrecht zur alten Teilungsachse und weiter in die Längsrichtung des Centrosoms. Da die beiden gestreckten Centrosomen fast ausnahmslos mit ihrer Längsachse parallel stehen, so folgt daraus eine parallele Stellung der Verbindungslinie der Centriolen und als weitere Konsequenz die bekannte Stellung der beiden nächsten Teilungsfiguren: parallel zu einander und senkrecht zu der alten (vgl. Fig. 70). Diese Stellungsveränderung der

---

1) Das Bild ist im höchsten Grade ähnlich dem in Fig. 21 von *Dialula* gezeichneten (vgl. MAC FARLAND, Fig. 33).



Centriolen dürfte aber vermutlich in einer Abhängigkeit stehen von der Formveränderung der Centrosomen; unter der einfachen Annahme, daß die Centriolen im Centrosom bei gegebener Entfernung voneinander eine stabile Gleichgewichtslage einzunehmen bestrebt sind, müssen sie die konstatierten Lageveränderungen erleiden. Fraglich bleibt dann noch, wodurch die gleichsinnige Formveränderung an beiden Centrosomen bedingt ist. Die Abplattung senkrecht zur alten Teilungsachse erklärt sich leicht aus der Symmetrie der Teilungsfigur; was aber die parallele Streckung der beiden Centrosomen anlangt, so möchte ich auf die Thatsache hinweisen, daß die Teilungsachse des Eies niemals in einem Durchmesser, sondern stets ein wenig excentrisch liegt. Hat man nun die sich streckenden Centrosomen in polarer Ansicht vor sich, so zeigt sich, daß die Streckung fast ausnahmslos senkrecht zu dem das Centrosom in der Mitte durchschneidenden größten Kreis erfolgt. Dies weist aber darauf hin, daß die parallele Streckung der beiden Centrosomen durch eine Struktur des Zellkörpers bestimmt wird.

Wir haben bei Betrachtung der anderen Serie gesehen, wie dort gerade auf den nun folgenden Stadien äußerst scharfe Bilder zu Stande kommen, indem sich das zur Scheibe zusammengezogene Centrosom sehr stark färbt und dadurch besonders auf dem Durchschnitt aus der blassen Umgebung aufs deutlichste heraustritt. Die jetzt zu betrachtenden Präparate verhalten sich wesentlich anders, und es wäre mir wahrscheinlich nicht möglich gewesen, über die nun folgende wichtige Periode an ihnen zur Klarheit zu kommen, wenn ich nicht in dem mir aus der anderen Serie bekannten Verlauf einen Fingerzeig gehabt hätte, wonach zu suchen sei. Die Ungunst der Präparate für die fraglichen Stadien liegt darin, daß derjenige Teil des Centroplasmas, der bei der Umformung des Centrosoms abgestoßen wird, sich noch fast ebenso intensiv färbt, wie das reduzierte Centrosom selbst. Da er den scheiben- und später hantelförmigen Körper dicht umschließt, wird dessen Erkennung sehr erschwert. In Fig. 59 und 63–65 sind die besten Bilder reproduziert, die mir zu Gesicht gekommen sind. Nach der ausführlichen Beschreibung der anderen Serie kann ich mich darüber kurz fassen. Fig. 63 dürfte ungefähr der Fig. 30 entsprechen; die alte Grenze des Centrosoms beginnt zu verschwinden. Einen ähnlichen, etwas vorgeschrittenen Zustand, etwa dem der Fig. 32 u. 49 entsprechend, sieht man in Fig. 64. In

der Platte sind bereits zwei Verdichtungen ausgebildet, auf welche neue Radien centriert sind. Fig. 65 zeigt mit besonderer Klarheit das hantelförmige Doppelcentrosom; das Bild ist mit dem der Fig. 32 und 49 zu vergleichen.

Der Nachweis der Centriolen während dieser Periode ist an meinem Material höchst unsicher. Ich besitze kein Präparat, wo nicht wenigstens einige andere Körnchen in dem fraglichen Bereich vorhanden sind, so daß nur die Lage und die Beschaffenheit der Umgebung zwei davon als etwas Besonderes kenntlich machen kann. Was ich in Fig. 63 und 64 gezeichnet habe, giebt sonach nicht genau die betreffenden Präparate wieder, sondern es sind subjektive Bilder, in welche nur diejenigen Körnchen eingetragen sind, welche ich für die Centriolen halte. Ein hellerer Hof in ihrer Umgebung, in Fig. 64 auch die Richtung der neuen Radien, dienten hierbei als Kriterien. Das demonstrativste Präparat, das mir von den in Rede stehenden Stadien zu Gesicht gekommen ist, ist in Fig. 59 gezeichnet. In der linken Sphäre ist unten, in der rechten oben ein winziges schwarzes Körnchen zu sehen; beide sind auf einen größeren Bereich hin die einzigen, und ihre Lage stempelt sie zu Centriolen. In der anderen Centrosom-Anschwellung einer jeden Seite ist dagegen ein größerer Bereich dunkel gefärbt. Aehnlich verhält es sich mit dem Schnitt der Fig. 65, der ein etwas späteres Stadium darbietet.

Bis zu dem betrachteten Zustande hebt sich das Doppelcentrosom, wo es überhaupt deutlich erkennbar ist, als ein etwas dunklerer Bereich von der Umgebung ab. Wenn es sich nun dem Kernbläschen anzulegen beginnt, verliert es seine Färbbarkeit in Eisenhämatoxylin vollkommen und ist jetzt stets heller als die Umgebung. Dadurch wird es äußerst unscheinbar, und man muß schon suchen, um es zu finden. Als Wegweiser dienen die neuen Astrosphärenstrahlen (Fig. 66, 68) und, etwa vom Stadium der Fig. 66 an, die Centriolen. Mit der Färbbarkeit im ganzen verlieren sich nämlich in den Endanschwellungen des Doppelcentrosoms auch die überzähligen Körnchen, und es bleibt in jedem der beiden als helle Höfe erscheinenden Centrosomenenden ein einziges zurück, das als etwas Specificisches ebenso wenig verkannt werden kann, wie die 2 Körnchen auf dem Stadium der Äquatorialplatte.

Ein Stadium, etwa dem der Fig. 51 entsprechend, ist in Fig. 66 wiedergegeben, alle 4 Centriolen sind im gleichen Schnitt getroffen; das hantelförmige Centrosom ist als ein hellerer Bereich

zu erkennen. Zur Ergänzung gebe ich einen Schnitt in der dazu senkrechten Richtung (Fig. 67), wo die beiden Centriolen bei wechselnder Einstellung untereinander zum Vorschein kommen. Es ist beachtenswert, wie hier nicht nur die Form der Sphäre sich ganz anders darstellt, sondern auch die Form des Kernes, ja des Zellkörpers, eine andere ist. Der schon in der ersten Serie konstatierte Zusammenhang zwischen der Stellung des Centrosoms und der Form des Kernes giebt sich also auch hier aufs deutlichste zu erkennen.

Den Bildern Fig. 33 und 34 entspricht ungefähr das der Fig. 68. Die Tochtercentrosomen sind am Kern herabgerückt, sie sind größer geworden, zeigen sich aber in ihrer Form noch immer beeinflußt durch den sie verbindenden Stiel, der hier freilich in seinem mittelsten Teile mehr zu erraten als wirklich klar zu sehen ist. Schon auf diesem Stadium glaubte ich einige Male die Teilung der Centriolen beginnen zu sehen.

Recht abweichend von dem oben beschriebenen Verhalten der Radiensysteme ist das Aussehen der Sphären in den entsprechenden Bildern unserer Serie, sowohl in der Form, wie in der Beschaffenheit der Radien. Der erstgenannte Unterschied hängt offenbar mit der verschiedenen Form des Zellkörpers zusammen, indem, was hier nur nebenbei erwähnt sei, die Teilung in den Eiern der ersten Serie durch eine bis zur völligen Trennung führende Einschnürung, in der zweiten in der Hauptsache durch Bildung einer Zellplatte geschieht. Ein Blick auf die einzelnen Bilder lehrt, wie in jedem Falle die Konturen der Zelle denen der beiden Sphären ungefähr folgen. Ob nun auch die Strukturunterschiede — vor allem das Fehlen der in der ersten Serie so auffallenden Verdichtungszone — hiermit zusammenhängen, muß ich unentschieden lassen.

In einem wichtigen Punkte aber stimmen beide Serien vollkommen überein, darin nämlich, daß hier wie dort die Enden des hantelförmigen Centrosoms neue Strahlencentren darstellen, die die Elemente der alten Sphäre allmählich zu neuen auf sie gerichteten Radien umordnen.

Dieses Ziel ist vollkommen erreicht in dem Bilde der Fig. 69, wo wir zwei neue Radiensysteme vor uns haben, die aber doch in ihrer gemeinsamen Form noch die Gestalt der alten Sphäre erkennen lassen. Die Centrosomen, an nahezu opponierten Seiten des Kernes angelangt, liegen der Kernmembran nicht direkt auf; vielmehr ist der Kern an diesen beiden Enden auffallend ab-



gestumpft, und zwischen der Kernmembran und dem Centrosom findet sich ein kegelförmiger Bereich, der keine Radiärstruktur erkennen läßt. Die Centrosomen selbst sind gewachsen und beginnen sich abzurunden, die Centriolen sind in Teilung begriffen.

Ich schließe die Betrachtung dieser Serie mit dem Stadium der Kernauflösung ab (Fig. 70). Der Anschluß an das vorige Bild ist ein sehr enger. Man kann auch hier noch erkennen, daß zwischen Kern und Centrosomen ein Abstand war, so daß die in Differenzierung begriffenen Spindelfasern zwar zum größten Teil aus achromatischen Bestandteilen des Kernes, in ihren Endabschnitten aber aus Material, das außerhalb des Kernes gelegen war, entstehen. Die Centrosomen sind abermals etwas gewachsen und nahezu kugelig geworden; sie nehmen noch immer keine Spur von Färbung an. In 3 von den 4 Centrosomen sind die Centriolen sicher geteilt.

Auf eine Abbildung der ausgebildeten Teilungsfigur kann ich verzichten, da sie mit der ersten Spindel vollkommen übereinstimmt.

---

Ich habe im Vorstehenden den Cyklus der Centrosomen-Metamorphose von der fertigen ersten Teilungsfigur bis zu annähernd dem gleichen Zustande der nächsten Zellgeneration verfolgt, anstatt, wie die meisten Autoren dies bisher gethan haben, mit der Befruchtung zu beginnen und den Verlauf nicht weiter als nach erfolgter Teilung zu betrachten oder noch früher abzubrechen<sup>1)</sup>. Es bestimmte mich dazu vor allem der Grund, daß ich für die Schicksale der Centrosomen von der Befruchtung bis zur Ausbildung der ersten Furchungsspindel nicht alle Stadien in solcher Klarheit besitze, wie für den weiteren Verlauf. Sodann aber war für die Wahl der späteren Periode auch noch der Umstand bestimmend, daß die Entstehung der beiden ersten Teilungscentren aus dem Spermacentrosoma bei aller Uebereinstimmung mit dem weiteren Verlauf doch ein Specialfall ist, der überdies nicht den ganzen Cyklus von einer Zellteilung bis zum gleichen Punkt der nächsten umfaßt. Das Spermacentrosom ist ein specifisch ausgebildetes Centrosom, wie der Spermakern ein besonderer

---

1) Hierbei ist allerdings zu bemerken, daß REINKE (91) und ERLANGER (36) wohl versucht haben, die von ihnen beobachteten Centralgebilde noch weiter zu verfolgen, daß ihnen dies aber nicht gelungen ist.

Kern ist. Einen Punkt aus der Geschichte der Centrosomen im befruchteten Ei darf ich jedoch nicht völlig übergehen. Von verschiedenen Autoren, zuerst von mir selbst, wurde an der Basis des eingedrungenen Spermatozoonkopfes ein kleines, intensiv färbbares Körperchen als Centrum einer Strahlenfigur beschrieben und als Centrosom bezeichnet. Die Frage ist: haben wir dieses Körperchen wirklich als ein Centrosom oder nur als ein Centriol aufzufassen? — womit die weitere Frage zusammenhängt, ob das Spermatozoon ein Centralkörperchen oder vielleicht nur ein nacktes Centriol ins Ei einführt.

Hierauf vermag ich nun zu antworten, daß das von mir an frisch eingedrungenen Spermaköpfen beobachtete Körperchen ohne Zweifel als Centrosom anzusehen ist<sup>1)</sup>. Zum Beweis gebe ich ein Bild (Fig. 55a und b, Taf. IV), welches in einem Ei mit II. Richtungsspindel den bereits gedrehten Spermakern und auffallend weit von ihm abgerückt, umgeben von einer kleinen Astrosphäre, ein tief dunkelgrau gefärbtes Körperchen zeigt, das die Form eines abgestumpften Kegels besitzt, dessen dem Kern zugekehrte Basis sockelartig verbreitert, dessen abgestumpfte Fläche leicht gerundet ist. Genau die gleiche Form habe ich wiederholt konstatiert. Bei sehr starker Vergrößerung und intensivem Licht glaube ich mit Sicherheit noch ein ganz kleines schwarzes Pünktchen im Centrum erkennen zu können, wie dies in Fig. 55b angedeutet ist. Einen etwas späteren Zustand findet man in Fig. 71 (Taf. V) dargestellt. Das gewachsene Centrosom ist blasser gefärbt und läßt aufs klarste 2 schwarze Körnchen, die Centriolen, erkennen. Noch stärker gewachsen ist das Spermacentrosoma der Fig. 72 (Taf. V), dementsprechend sind auch die Centriolen weiter voneinander entfernt.

Wir haben demnach schon auf diesem frühen Stadium ein Gebilde von ganz der gleichen Beschaffenheit wie später: einen größeren Körper, das Centrosom, mit einem Centralgebilde, dem Centriol. Daß nicht das ganze Körperchen der Fig. 55 ein Centriol sein kann, ergibt sich schon aus seiner viel beträchtlicheren Größe, welche noch gestattet, die Form mit voller Sicherheit zu bestimmen, was bei den Centriolen nicht möglich ist.

Aus dem Gesagten folgt, daß ich, in Uebereinstimmung mit WILSON und R. HERTWIG, vollständig an meiner früheren Angabe

1) Das von KOSTANECKI (72) abgebildete Korn dagegen ist, seiner Größe nach zu urteilen, das Centriol.

festhalten muß, wonach die beiden relativ großen Kugeln, die ich in der Furchungsspindel als Centrosomen bezeichnet habe, durch Wachstum aus den beiden Teilstücken des Spermacentrosoms hervorgehen. So beträchtlich dieses Wachstum auch ist, so ist es doch kaum größer als das eines zu seiner vollen möglichen Größe anwachsenden Spermakernes; in welcher letzterer Größenzunahme niemand etwas Auffallendes findet.

Ist diese Beziehung klargestellt, so fragt es sich noch, in welchem Teile des Spermatozoon wir das im Ei auftretende „Sperma-Centrosoma“ zu suchen haben. Ich bin der erste gewesen, der, wenn auch nur vermutungsweise, das Spermacentrosoma vom Mittelstück des Samenfadens ableitete<sup>1)</sup>. In meiner Schrift vom Jahre 1895 sind diese Verhältnisse nicht eingehender berührt; es heißt dort nur gelegentlich, daß sich das Centrosom „aus der Region des Mittelstückes“ ablöse. Da ich nämlich damals freie Spermatozoen nicht untersucht hatte, war ich nicht sicher, ob das ganze Mittelstück oder nur ein Teil desselben das Centrosom repräsentiere. Ich habe nun in Fig. 14a—c (Taf. I) einige freie Spermatozoen von *Echinus microtuberculatus* abgebildet, welche zeigen, daß das Mittelstück dem späteren Spermacentrosoma sehr ähnlich ist, nur in allen Fällen ganz deutlich etwas größer. Ich möchte demnach annehmen, daß im freien Spermatozoon das Centrosom noch von einer Hülle umschlossen ist, die im Ei schwindet, daß aber das Mittelstück an essentiellen Bestandteilen nichts weiter als das Centrosom enthält. Wie man also — nicht ganz exakt — den Kopf des Samenfadens mit dem Spermakern identifiziert, so wird man das Mittelstück dem Centrosom gleichsetzen dürfen.

Hier habe ich noch einmal auf die schon im Abschnitt A (S. 17) beschriebenen konzentrisch entfärbten Spermatozoen zurückzukommen, die in Fig. 14d—h (Taf. I) abgebildet sind und die im Mittelstück zwei dunklere Stellen von verschiedener Größe und etwas wechselnder Form erkennen lassen. Daß diese Differenzierungen den Centriolen entsprechen, ist nach ihrer Form nicht

---

1) In den Diskussionsbemerkungen zu meinem am 20. Dezember 1887 in der Ges. f. Morph. u. Phys. in München gehaltenen Vortrag heißt es (11, S. 163): „Herr Dr. BOVERI bemerkt, daß auch beim Spermafaden das Centrosoma auf und nicht im Kerne liege und wahrscheinlich dem Mittelstück entspreche“.



anzunehmen, wenn sie auch diese Körnchen in sich enthalten mögen. Ueberhaupt ist es fraglich, ob wir in dieser Duplicität des Mittelstückes eine Eigenschaft lebensfrischer Spermatozoen erblicken dürfen; denn die fraglichen Samenfäden hängen einem 25 Minuten nach dem Spmazusatz abgetöteten Ei außen an und waren zu dieser Zeit wahrscheinlich bereits abgestorben. Nichtsdestoweniger ist die Erscheinung interessant. Sie kann kaum etwas anderes bedeuten als einen Anlauf zur Zweiteilung des Spermacentrosoma, der vielleicht als Absterbeerscheinung eintritt, jedenfalls aber in der normalen Entwicklungstendenz dieses Körperchens, wie sie sich im Eiprotoplasma entfalten würde, begründet sein muß.

---

#### b) Litteratur.

Es ist sehr lehrreich, vor Betrachtung der neueren Arbeiten einen kurzen Blick auf die grundlegenden Untersuchungen von O. HERTWIG (60) und FOL (42) zu werfen, da schon hier einige Angaben über die Centrosomen zu finden sind, die bei aller, sowohl in der damaligen Fragestellung, wie in der Technik begründeten Unvollkommenheit, doch in mancher Hinsicht über das hinausgehen, was neuerdings an Schnitten, mit komplizierten Färbungsmethoden und weit überlegenen optischen Hilfsmitteln, zur Anschauung gebracht werden konnte.

O. HERTWIG gibt für die erste Teilungsfigur des Toxopneustes- (Strongylocentrotus-)Eies an (S. 62), daß die Spitze der Spindel als ein besonders deutlich erkennbares, dunkler geronnenes Korn hervortrete<sup>1)</sup>. Er muß also, wenn auch wohl in etwas verdorbener Gestalt, die Centrosomen vor sich gehabt haben<sup>2)</sup>. Ganz

---

1) Nach einer Serie von Echinus-Eiern, die mit Strongylocentrotus-Sperma befruchtet sind, möchte ich annehmen, daß die Centrosomen bei letzterer Art auf dem Stadium der Aequatorialplatte beträchtlich kleiner sind als bei Echinus. Aus dieser Differenz dürften sich vielleicht auch einige von den meinigen abweichende Angaben von FOL und REINKE erklären.

2) Die erste Beschreibung und Abbildung von Centrosomen hat, worauf FÜRST und ERLANGER aufmerksam gemacht haben, FLEMMING (39) gegeben. Als zweite Angabe haben wir die oben citierte von O. HERTWIG anzusehen, die wie diejenige FLEMMING's aus dem Jahre 1875 stammt. Erst als dritter in dieser Reihe der

unzweideutig zeigen seine Bilder von Stadien mit Tochterplatten (Fig. 23 und 24) die scheibenförmig abgeplatteten Centrosomen, die im Text (S. 63) als dunkle, scharf begrenzte Streifen beschrieben werden. Auch erkennt man aus der Beschreibung S. 64 und den allerdings nicht guten Abbildungen Fig. 25 und 26, daß O. HERTWIG noch während der beginnenden Kernrekonstruktion, auf Stadien, die etwa meiner Fig. 32 entsprechen mögen, das gestreckte (hantelförmige) Centrosom, und zwar in dem Ei der Fig. 25 der Länge nach, in dem der Fig. 26 im optischen Durchschnitt gesehen hat. —

Noch näher der Wirklichkeit kommen einige Abbildungen von FOL (42), gleichfalls von Strongylocentrotus-Eiern. Fig. 12 (Taf. VI) zeigt unter *ac* offenbar körnig zerfallene Centrosomen, wie überhaupt FOL auch auf späteren Stadien die Centrosomen des Seeigels-Eies meist in einem Zustande körnigen Zerfalles, als „amas granuleux“, gesehen hat. Fig. 13 (Taf. VI) dürfte meiner Fig. 30 entsprechen, den Uebergang zur Abplattung vorstellend, welcher letzterer Zustand aufs klarste in Fig. 14 abgebildet ist. Ganz ähnliche, in gewisser Beziehung besser erhaltene Bilder sind auf Taf. VII zu sehen. Fig. 15 und 17 (Taf. VI) zeigen die abgeplatteten Centrosomen neben den sich bildenden Tochterkernen, in Fig. 6 und 7 (Taf. VII) haben wir offenbar das hantelförmige Doppelcentrosom im optischen Durchschnitt zu erkennen. Weiter hat FOL die Centrosomen nicht verfolgen können. Er hält sie auf dem letzten Stadium für rundliche Körperchen und läßt sie sich schließlich mit dem Kern vereinigen (S. 180), woran ja so viel richtig ist, daß sie sich etwa zu dieser Zeit dem Kerne dicht auflegen.

Von FOL's letzter Arbeit (43) kommen für unser Thema nur Fig. 9 und 10 in Betracht. Die letztere könnte in dem verdorbenen Centrosom (FOL's Astrocoele) das noch ungeteilte Centriol darstellen, in Fig. 9 dagegen handelt es sich ohne Zweifel um grobe Artefakte, auf deren Analyse ich verzichten zu dürfen glaube. —

Ich schließe hier eine Besprechung der kurzen Mitteilung von REINKE (91) an, weil die Befunde dieses Autors sehr nahe mit

---

Centrosomen-Entdecker wäre VAN BENEDEN (3) zu nennen, der 1876 (nicht 1874, unter welcher Jahreszahl die Arbeit irriger Weise bei VAN BENEDEN und NEYT citiert ist) diese Körperchen bei Di-cyemiden beschrieben und abgebildet hat.

den alten Angaben FOL's übereinzustimmen scheinen, und weiß REINKE zu denjenigen Autoren gehört, welche nicht die Centriolen, sondern die ganzen Centrosomen, wenn auch in verdorbenem Zustande, gesehen haben. Da seine Schrift der Abbildungen entbehrt, ist eine völlig sichere Deutung dessen, was er beschreibt, nicht möglich. Er findet im Spindelpol ein Häufchen intensiv färbbarer Kügelchen, deren Zahl er auf 1—2 Dutzend schätzt und die er „Centralkörperchen“ nennt. Diese Körnchen sind, wie sich aus meiner Darstellung der Verhältnisse ergeben wird, weder Centralkörperchen (Centrosomen), noch Centriolen, sondern lediglich Zerfallsprodukte des Centrosoms. Was REINKE auf diesem Stadium unter „Sphäre“ versteht, vermag ich ohne Kenntnis seiner Präparate nicht festzustellen; sicher ist nur, daß REINKE diesen Ausdruck nicht im Sinne VAN BENEDEN's gebraucht, denn für eine „sphère attractive“ auf dem Stadium der Aequatorialplatte muß strahlige Struktur als eines der obersten Characteristica gelten. Wenn REINKE von späteren Stadien schreibt, daß die Sphäre die Gestalt einer bikonvexen Linse, dann einer Birne annimmt, während die „Gruppe der Centralkörperchen“ in eine tellerförmige Platte übergeht, so hat er hier offenbar ähnliche Bilder vor sich gehabt, wie sie in meinen Figg. 31 und 32 zu sehen sind. Was er Gruppe der Centralkörperchen nennt, ist das körnig zerfallene Centrosom. Ueber das Stadium der Abplattung hinaus vermochte REINKE dieses Gebilde nicht zu verfolgen.

Hinsichtlich dessen, was REINKE über meine frühere Arbeit sagt, möge die oben gegebene ausführliche Darstellung meiner Befunde als Erwiderung angesehen werden, der ich nichts hinzuzusetzen brauche. Nur gegen den Vorwurf, ich hätte FOL ganz unberechtigter Weise „naive Täuschungen imputiert“, muß ich mich verwahren, indem ich mir bewußt bin, bei der Beurteilung der FOL'schen Darstellung mit all der Vorsicht vorgegangen zu sein, die man den Angaben eines anderen Autors schuldet. Man mag die Täuschungen, die FOL von den verschiedensten Seiten völlig übereinstimmend nachgewiesen worden sind, nennen, wie man will, jedenfalls hat er, wie vor allem seine Fig. 1 zeigt, ganz zufällige Strukturen für Centrosomen gehalten. Nichts anderes aber habe ich von ihm behauptet. —

Ganz kurz sei hier der Angaben BÜTSCHLI's (26) gedacht, der lediglich dem Centrosom im Stadium der Aequatorialplatte eine bildliche Darstellung und kurze Beschreibung vom Standpunkte



seiner Strukturlehre des Protoplasmas gewidmet hat. Ich kann dieses Bild nur so deuten, daß die „wenig umfangreiche Zone unregelmäßig netzigen Plasmas“ das Centrosom darstellt. Was BÜTSCHLI als solches auffaßt, nämlich einen centralen Bereich dieser Zone, der „aus drei mit stark gefärbten Wandungen versehenen Bläschen zu bestehen scheint“, kann meines Erachtens nur eine sei es natürliche, sei es künstliche Verdichtung im Innern des Centrosoms sein. Die Deutung als Centriol ist für das, was BÜTSCHLI zeichnet, ausgeschlossen. —

Von den wichtigen Arbeiten WILSON's kann ich die erste, gemeinsam mit A. P. MATHEWS herausgegebene hier übergehen, da ich sie bereits in meiner früheren Mitteilung kurz besprochen habe und da alle für unser Thema in Betracht kommenden Punkte in der zweiten Abhandlung (105) eine erneute Darstellung gefunden haben. Trotz mancherlei widersprechender Befunde stimmen WILSON's Angaben doch in einem der wesentlichsten Punkte mit den meinigen überein, und zwar noch viel besser, als WILSON selbst annimmt und bei der Kürze meiner früheren Mitteilung und dem Mangel an Abbildungen annehmen konnte. Wie er zutreffend bemerkt, ist das, was er mit STRASBURGER „Centrosphäre“ nennt, das Centrosom, und zwar, wie ich hinzufügen möchte, nicht allein das Centrosom meiner Auffassung; vielmehr entspricht es genau demjenigen Gebilde anderer Zellen, welches ursprünglich als Centralkörper oder Centrosom bezeichnet worden ist und von den meisten Autoren noch jetzt so bezeichnet wird (siehe den allgemeinen Teil und den Abschnitt Nomenklatur). Der Hauptgrund für WILSON, das Wort Centrosphäre vorzuziehen, ist wohl der gewesen, daß die so bezeichnete Bildung sich in seinen Präparaten viel weniger deutlich von der Sphäre abhebt als in meinen, wo sie auf den meisten Stadien als ein wirklicher „Körper“ erscheint; übrigens nennt WILSON seine Centrosphäre auch gelegentlich „central body“, so daß die Bezeichnung „Centralkörperchen“ auch ihm nicht völlig unpassend erscheinen kann.

WILSON konnte mit Sicherheit verfolgen, daß die beiden Centrosomen (Centrosphären) der Spindel von dem Mittelstück des eingedrungenen Spermatozoon abzuleiten sind. Diese Angabe stimmt mit meinen früher schon kurz mitgeteilten Befunden völlig überein, und der Gegensatz, den WILSON konstatiert, liegt nur darin, daß er annimmt, das Körperchen, welches ich als Centrosom des Spermakopfes bezeichnet habe, sei nur eine centrale Differenzierung seiner „central mass“, eine Annahme, die allerdings bei

der Kürze meiner Darstellung und bei der nichtssagenden Bezeichnung des Centrosoms als eines winzig kleinen Körnchens sich wohl unwillkürlich aufdrängen mußte<sup>1)</sup>. Wie nun meine oben besprochenen Abbildungen lehren, ist mein Spermacentrosoma das Gleiche, was WILSON in seiner Textfigur I als „central mass“ benennt, nämlich das — wenig verkleinerte — Mittelstück. Aber dieses Mittelstück sieht in seinen Präparaten etwas anders aus als in den meinigen, es ist von Anfang an größer, mehr kugelig und färbt sich offenbar nur blaß, was wahrscheinlich in einer Verschiedenheit der untersuchten Arten seinen Grund hat.

Viel erheblichere Unterschiede ergeben sich hinsichtlich der späteren Schicksale der Centrosomen (Centrosphären). Auch WILSON beobachtete ihre starke Aufquellung während der Metakinese, so daß zunächst unsere Ergebnisse in der Hauptsache übereinstimmen. Allein während nach meinen Präparaten auf Stadien später Anaphase sich aus dem großen Centrosom eine Platte differenziert und der Rest abgestoßen wird, um sich alsbald mit der Sphäre zu vermengen und radiäre Struktur anzunehmen, findet WILSON noch auf solchen Stadien nichts anderes als seine riesig aufgequollene Centrosphäre, ohne jede Spur der scheibenförmigen Differenzierung. Ebenso wenig scheint in seinen Präparaten von dem charakteristischen hantelförmigen Doppelcentrosom etwas nachweisbar zu sein und von der nach meinen Befunden schon so frühzeitig sich ausprägenden Doppelstrahlung. Demgemäß ist auch die Ableitung der beiden neuen Centrosomen von dem alten bei WILSON eine etwas unsichere; er glaubt (p. 463), daß die neuen Centrosphären von den Resten der alten, die er auf einem gewissen Stadium sich plötzlich rapid verkleinern läßt, herstammen.

Wie die Bilder, mit denen WILSON diese Stadien illustriert, zu erklären sind, wage ich nicht zu entscheiden. Sollte es sich lediglich um die Wirkung verschiedener Konservierungsmittel

---

1) Ich habe auf S. 17 meiner früheren Arbeit ein Präparat genauer beschrieben, wo im gleichen Schnitt mit der zweiten Richtungsspindel der fast völlig gedrehte Spermakern enthalten ist, „noch kegelförmig, also mit der Basis nach innen gerichtet, und davor das Spermacentrosoma von deutlicher Strahlensonne umgeben“. Es ist dies das Präparat, welches in Fig. 55a (Taf. IV) dieser Arbeit reproduziert und von welchem die Sperma-Elemente in Fig. 55b stärker vergrößert abgebildet sind. Es ist also daraus zu ersehen, was ich damals, genau wie jetzt, unter dem Spermacentrosom verstanden habe.

handeln, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß meine Präparate die besser erhaltenen sind. WILSON's Bilder wären dann so zu erklären, daß — schon vom Stadium der Aequatorialplatte an — das Centroplasma in seinen Präparaten zu einer Art Detritus verdorben ist, in dem alles feinere Detail untergegangen ist. Wie ungemein leicht zerstörbar Centrosom und Sphäre gerade in der Periode der Differenzierung der Platte sind, dafür habe ich in einer sonst nicht schlecht konservierten Serie die deutlichsten Beweise.

WILSON's Fig. IX und X A würden sich nach meiner Meinung nicht lediglich durch das Stadium voneinander unterscheiden, sondern vor allem dadurch, daß sie verschiedene Ansichten bieten, die um  $90^\circ$  gegeneinander gedreht sind. Fig. IX würde meiner Fig. 67, Fig. X A meiner Fig. 66 entsprechen. Auch hier aber wären die Centrosomen selbst nicht erhalten, so daß sich nur aus der Form des strahlenfreien Bereiches ungefähr ihre Gestalt bestimmen läßt. Endlich wäre anzunehmen, daß in den Sphären der Fig. X A schon eine dicentrische Radiananordnung, wenn auch noch äußerst unbestimmt, ähnlich meiner Fig. 66, vorhanden sein müßte.

Stimmen WILSON und ich bis hierher wenigstens in der Auffassung fast völlig überein, so ergibt sich nun zwischen seinen Untersuchungen und meinen neueren ein voller Gegensatz bezüglich der Centriolen. Diese sind nach WILSON nicht ursprünglich im Spermacentrosoma vorhanden, sondern sie entstehen „endogen“ in den bereits opponiert liegenden Centrosomen der ersten Teilungsfigur, zunächst eines oder 2, um allmählich an Zahl immer mehr zuzunehmen und sich schließlich als die Knotenpunkte des Centrosphären-Netzwerkes darzustellen. Mit diesem Netzwerk gehen die Centriolen bei der Verkleinerung der Centrosphäre zu Grunde, und erst in den neuen Tochtercentrosphären treten wieder neue auf. — Ich glaube nicht, daß WILSON diesen Standpunkt heute noch vertreten wird, so wenig wie ich selbst angesichts der neueren Arbeiten und vor allem meiner eigenen neuen Untersuchungen meine frühere der WILSON'schen in gewisser Beziehung ähnliche Ansicht aufrecht erhalten konnte. —

Aus der sehr interessanten Arbeit von R. HERTWIG (64) über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigel-Eies habe ich hier nur die Angaben über das Spermacentrosoma kurz zu erwähnen, die in dem Satze gipfeln, daß das ganze Mittelstück des Spermatozoon als Centrosoma anzusehen sei. Wie das oben Gesagte lehrt, stimme ich diesem Satze von jeher im wesentlichen



vollkommen zu, nur mit dem geringfügigen Unterschiede, daß ich auf Grund von Größenvergleichen annehmen muß, daß das Centrosom im Mittelstück des Spermatozoon noch von einer dünnen Hülle umgeben ist, die im Ei verschwindet. Sehr groß ist die Uebereinstimmung zwischen R. HERTWIG's Fig. 65 und meiner Fig. 55b; in beiden sieht man einen lang ausgezogenen Spermakern und eine Strecke von der Basis desselben entfernt ein dunkel färbbares Körperchen, welches von einer Strahlung umgeben ist. In zwei Punkten verlangt jedoch mein Präparat eine andere Deutung, als R. HERTWIG dem seinen gegeben hat. Erstens ist das dunkle Körperchen in meinem Präparat unzweifelhaft das Centrosom und nicht, wie R. HERTWIG sein Bild und auch meine frühere Angabe deutet, nur ein Teil desselben. Dies geht mit voller Sicherheit daraus hervor, daß die in unübertrefflicher Klarheit konservierten Radien einzig und allein auf dieses Körperchen centriert sind. Zweitens aber lehrt eine Vergleichung meines Bildes mit den früheren Stadien, daß dieses Körperchen nicht lediglich eine Kappe des aufgequollenen Mittelstückes, sondern in der Hauptsache dieses selbst ist. Die ungemein verschwommenen zwei Linien, die in meinem Präparat ganz ähnlich wie in demjenigen R. HERTWIG's vom Spermakern gegen das Centrosom ziehen, in meinem Falle aber dieses nicht erreichen, sondern divergierend endigen, umschließen sicherlich kein körperliches Gebilde; ich halte es für sehr wohl möglich, daß wir in ihnen die geplatze Hülle zu sehen haben, aus welcher das Centrosom selbst herausgetreten ist. —

Auch DOFLEIN (31) kommt zu dem Ergebnis, daß das gesamte Mittelstück des Seeigel-Spermatozoon dem Centrosom entspricht. Doch sind die weiteren Veränderungen, die er von diesem Teile im Ei beschreibt, unzweifelhaft pathologischer Natur, wie das bei Eiern, die mit Chloralhydrat oder Strychnin behandelt waren, nicht anders erwartet werden kann. —

Schließlich bleiben noch die Arbeiten von HILL (67), KOSTANECKI (72) und ERLANGER (36) zu betrachten übrig, welche drei Autoren darin übereinstimmen, daß sie das — von HILL und von KOSTANECKI unabhängig entdeckte — Centriol als Centrosom erklären, wobei entweder jeder spezifische Bereich um dasselbe überhaupt geleugnet oder, wenn anerkannt, zur Astrosphäre gerechnet oder als ein besonderer Bereich zwischen „Centrosom“ und Sphäre unterschieden wird.

Was zunächst die Arbeit von HILL anlangt, so besteht zwischen

ihm und mir, soweit seine ziemlich fragmentarischen Untersuchungen reichen, fast nur ein Unterschied in der Benennung. In seiner Fig. 6 finde ich sehr deutlich die Centrosomen mit den Centriolen abgebildet; die Zeichnung erinnert sehr auffallend an meine Fig. 70 (Taf. V) vom Zweizellenstadium. —

Das Verdienst von KOSTANECKI's Untersuchungen liegt darin, daß er auf einigen Stadien die Centriolen (von ihm Centrosomen genannt) sehr klar beobachten konnte und zuerst richtig in ihrer außerordentlichen Kleinheit abgebildet hat. Gegenüber seiner Negation eines abgegrenzten Gebildes im Umkreis des Centriols glaube ich den gleichen Einwand geltend machen zu dürfen, den FÜRST (46, S. 109 u. 110) gegen KOSTANECKI's und SIEDLECKI's ganz entsprechende Angaben über das *Ascaris*-Ei erhoben hat. Die Abbildungen, soweit sie nicht überhaupt für mich und gegen KOSTANECKI sprechen, glaube ich so erklären zu müssen, daß in den fraglichen Eiern eine sehr dicht gefügte Sphäre unmittelbar bis an das in der Färbung nicht unterschiedene Centrosom heranreicht. Daß man unter solchen Umständen leicht zu der Annahme verleitet werden kann, die radiäre Struktur erstrecke sich bis an das Centriol, davon habe ich mich selbst in ähnlichen Fällen überzeugt. Es scheint mir übrigens sehr bezeichnend zu sein, daß man fast nur mit der Lupe imstande ist, in KOSTANECKI's Figuren, besonders in Fig. 4 und 5, die gezeichneten Sphärenstrahlen bis an das schwarze Pünktchen zu verfolgen. Für mein bloßes Auge verlieren sich die Radien gegen das Centrum in ein gleichmäßiges, fast homogenes Areal. Nun ist wohl kaum anzunehmen, daß KOSTANECKI das mikroskopische Bild größer gesehen hat, als er es zeichnet; alles, was in der Zeichnung nur mit der Lupe erkennbar ist, kann als im Präparat überhaupt nicht erkennbar gewesen sein. — Schließlich aber verweise ich auf meine Beschreibung und meine Abbildungen. Es scheint mir, daß ein Gebilde, welches sich mit solcher Klarheit darstellen und durch alle Phasen des Zellteilungsprozesses unter ganz gesetzmäßiger Metamorphose verfolgen läßt, wie das von mir beschriebene Centrosoma, einer Anzweiflung hinsichtlich seiner Realität nicht mehr ausgesetzt sein dürfte. —

Wie KOSTANECKI, so betrachtet auch ERLANGER ein kleines, sich intensiv färbendes Körperchen als Centrosom. Nach seiner Beschreibung ist jedoch nicht anzunehmen, daß er die Centriolen, wie sie von KOSTANECKI und von mir dargestellt worden sind, gesehen hat. Denn er vermag an der von ihm beobachteten

Bildung eine „Zusammensetzung aus mehreren Bläschen oder Alveolen“ zu erkennen, was an den Centriolen ihrer ungeheuren Kleinheit wegen unmöglich ist. ERLANGER's Bilder dürften also wohl so zu erklären sein, daß sich Teile des zerstörten Centrosoms an die Centriolen angesetzt und mitgefärbt haben. Interessant ist ERLANGER's Fig. 9, welche sehr deutlich das scheibenförmige Centrosom mit 2 Centriolen erkennen läßt (von ihm natürlich anders gedeutet). Ein ähnliches sehr verschwommenes Bild zeigt seine Fig. 10 von einem Stadium, wo die Chromosomen sich gerade in einzelne Bläschen umzuwandeln beginnen. Ueber dieses Stadium hinaus hat ERLANGER weder von dem Centrosom, noch von den Centriolen (seinen Centrosomen) irgend etwas erkennen können, ein Umstand, der neben dem Aussehen seiner Abbildungen gewiß zu dem Schlusse berechtigt, daß seine Präparate nicht aufs beste erhalten waren, und daß sie ihm auch in den früheren Stadien nicht alles so, wie es im Leben vorhanden ist, dargeboten haben.

#### 4. Die Centrosomen bei der Furchung des Eies von *Ascaris megalocephala*.

Dieses Objekt, an dem ich vor 13 Jahren den ersten Nachweis von der Persistenz der Centrosomen und ihrer Vermehrung durch Zweiteilung erbrachte, sei hier als letztes besprochen. Trotz mancher Anschlüsse an die Verhältnisse des Seeigel-Eies führt es uns in der Einfachheit des Teilungsvorganges wieder auf unser erstes Objekt, die Spermatocyten von *Ascaris*, zurück.

##### a) Eigene Beobachtungen.

Wie am Seeigel-Ei verfolge ich auch hier eine Periode, die sich von dem Stadium der fertigen Spindel des befruchteten Eies bis zu dem gleichen Stadium in den beiden Tochterzellen erstreckt. Ebenso wie dort soll der Verlauf an zwei Serien von Bildern betrachtet werden, die sich bei unserem Objekt allerdings nur durch den verschiedenen Grad der Entfärbung unterscheiden: zuerst an solchen, welche das Centrosom in seiner jeweiligen vollen Größe schwarz gefärbt zeigen, und dann an stark entfärbten Schnitten, wo in dem blassen Centrosom die Centriolen zu sehen sind.



Bezüglich der Art und Weise, wie sich die *Ascaris*-Eier dem Eisenhämatoxylin gegenüber verhalten, verweise ich auf die Arbeit von FÜRST (46) und auf das im Abschnitt A Gesagte. Wie FÜRST gezeigt hat, sind die Ergebnisse der Färbung bei allen überhaupt brauchbaren Konservierungsarten die gleichen. Als vorzügliches Härtungsmittel bewährte sich mir schon seit längerer Zeit eine Mischung von 100 Teilen 70-proz. Alkohol und 5 Teilen Eisessig. Alle abgebildeten Schnitte, mit Ausnahme des in Fig. 109 (Taf. VIII) gezeichneten, stammen von solchem Material.

Schon FÜRST hat den Satz ausgesprochen, daß man die mit Eisenhämatoxylin als schwarze Kugeln sich darstellenden Centrosomen von *Ascaris* zwar durch Entfärbung willkürlich verkleinern, nicht aber durch Ueberfärbung künstlich vergrößern kann. Meine eigenen Untersuchungen bestätigen dies vollkommen. Es sind mir zwar Fälle vorgekommen, wo in wenig entfärbten Schnitten eine centrale Zone der Sphäre (Markschicht) einen grauen Ton bewahrt hatte, während die Rindenschicht bereits sehr hell war; allein niemals ist die Markschicht wirklich schwarz wie das Centrosom, so daß dieses auch in solchen Fällen noch als eine scharf begrenzte Kugel nachweisbar bleibt.

Dagegen ist bei starker Differenzierung die größte Wahrscheinlichkeit gegeben, daß die schwarze Kugel durch konzentrische Entfärbung verkleinert ist, wie in Fig. 88 u. 89a und b (Taf. VI) zu sehen ist. Um also die Centromen des *Ascaris*-Eies mit Eisenhämatoxylin in ihrer vollen Größe darzustellen, ist es notwendig, den Farbstoff nicht zu stark auszuwaschen. Speziellere Angaben hierzu lassen sich nicht machen, da in den Eiern mancher Würmer die Centrosomen den Farbstoff viel zäher festhalten als in anderen.

Für den Fall nun, daß ein künftiger Untersucher dieses Objektes trotz Beachtung der gegebenen Vorschrift jene großen schwarzen Kugeln, wie sie in meinen Figg. 85—87 abgebildet sind, nicht erhalten sollte, möchte ich bemerken, daß in den Eiern verschiedener Würmer nicht unbeträchtliche Verschiedenheiten in der Centrosomengröße vorkommen, und daß die in Fig. 85—87 wiedergegebenen die größten sind, die ich gefunden habe. Auch mag es sehr wohl sein, daß unsere Konservierungsflüssigkeiten, von denen wir ja gar nicht angeben können, in welcher Konzentration und Zusammensetzung sie nach Durchdringung der Schale mit dem Ei in Berührung kommen, unter Umständen quellend oder schrumpfend wirken, und daß hierdurch Unterschiede zwischen verschiedenen Präparaten bewirkt werden. Doch lehren die Beob-

achtungen an lebenden Blastomeren, von denen sogleich die Rede sein wird, daß die in Fig. 85—87 gezeichnete Größe der Centrosomen sicher nicht erheblich über die Dimensionen im Leben hinausgeht. Endlich könnte ein negatives Ergebnis bei Eisenhämatoxylin-Behandlung noch darin seinen Grund haben, daß die Centrosomen den Farbstoff ebenso rasch abgeben wie das Protoplasma. Dieser Fall ist mir an den Eiern eines Wurmes, dessen Eischläuche in Alkohol-Essigsäure eingelegt worden waren, vorgekommen. Die Eier sind vorzüglich konserviert, eine Centrosomen- oder Centriolenfärbung aber war nicht zu erzielen.

Nachdem bereits E. FÜRST ein *Ascaris*-Ei abgebildet hat, welches die Centrosomen auf dem Spindelstadium in voller Größe schwarz gefärbt zeigt, kann ich auf Wiedergabe eines solchen Bildes verzichten und gebe statt dessen ein stark entfärbtes Präparat wieder, wo das Eisenhämatoxylin aus den Centrosomen so weit ausgezogen ist, daß nur ein schwarzes Pünktchen übrig bleibt, das in seiner Größe ungefähr dem Centriol entspricht, Fig. 73 (Taf. VI). Dieses Bild soll vor allem den Gegensatz meiner Beobachtungen zu denen von KOSTANECKI und SIEDLECKI illustrieren, der darin besteht, daß sich an meinen Präparaten, mögen sie auch noch so stark entfärbt sein, das Centrosoma mit voller Sicherheit als eine scharf begrenzte homogene Kugel nachweisen läßt. Ein sehr gutes Mittel, um die Centrosomen deutlich darzustellen, ist DELAFIELD'sches Hämatoxylin, am klarsten aber zeigen sie sich, wie an den anderen Objekten auch, bei Betrachtung der ungefärbten Schnitte in Wasser.

Freilich ist es, wie die ersten Centrosomen-Untersuchungen bei *Ascaris* lehren, gar nicht einmal notwendig, Schnitte zu machen. Ich habe kürzlich wieder Eier in Pikrinessigsäure konserviert und in toto in Glycerin eingebettet, welche die Centrosomen ohne jede Färbung in unübertrefflicher Deutlichkeit als kugelige Gebilde von nach dem Stadium verschiedener Größe erkennen lassen. Das Wichtigste aber ist, daß man sie auch im Leben sehen kann. Im Ei selbst ist dies allerdings wegen der vielen Dotterkörner weniger gut möglich; in dotterarmen Furchungszellen dagegen, speciell in den von mir (20) als *A* und *B* unterschiedenen Zellen des primären Ektoblasts gelingt es bei sehr gutem Licht nicht allzu schwer, sie lebend zur Anschauung zu bringen. Freilich sind die Bilder, wie Fig. 90 und 91 (Taf. VI) lehren, recht unscheinbar, auch gelang mir der Nachweis nur auf jenen Stadien, wo die Centrosomen sehr groß

und die Sphären als deutliche Strahlensomen erkennbar sind, also kurz vor, während und nach der Zellteilung. In dieser Periode aber sind sie wirklich sichtbar, nicht nur als hellere Areale innerhalb der Radiensysteme, sondern als stärker lichtbrechende Körperchen von etwas bläulichem Glanz. Auch die Abplattung während der Zellteilung, von der unten die Rede sein wird, ist im Leben ganz klar zu sehen. Die Sphärenstrahlen, die in manchen Fällen sehr scharf ausgeprägt sind, lassen sich im Leben nicht ganz an die Centrosomen verfolgen; sie verlaufen unmerklich in ihrer Umgebung.

Nach all dem Gesagten scheint das Centrosom des *Ascaris*-Eies beträchtlich dichter zu sein als das des Seeigel-Eies. Eine Struktur läßt es nach meinen Erfahrungen, wenn wir hier von den Centriolen absehen, höchstens andeutungsweise in Form einer kaum analysierbaren Körnelung erkennen, und was man nach manchen Bildern (Fig. 18, Taf. I) als eine deutlichere Zusammensetzung auffassen könnte, ist, wie ich bereits im Abschnitt A dargestellt habe, nichts anderes als ein pathologischer Zerfall.

Wie ich früher schon gefunden hatte (13) und ERLANGER neuerdings bestätigt hat, sind die Centrosomen auf dem Stadium der Aequatorialplatte gewöhnlich schon wieder kleiner geworden<sup>1)</sup>; eine weitere kontinuierliche Verkleinerung findet dann während der Zellteilung statt, so daß auf Stadien, wo die Tochterchromosomen beginnen, den neuen Kern zu bilden, die Größe des Centrosoms in der Regel ungefähr die der Fig. 77 ist. Doch können noch auf diesem Stadium beträchtlich größere zur Beobachtung kommen. Ich hatte früher die Centrosomen während des ganzen hier betrachteten Zeitraumes kugelig gefunden, und auch in der großen Zahl von Eiröhren, die ich seither untersucht habe, kommen solche Fälle, bald als Regel, bald als Ausnahme vor. Daneben aber zeigt sich, bei manchen Individuen fast ohne Ausnahme, eine sehr charakteristische Umformung des Centralkörperchens, nämlich zu einer Scheibe oder einem kurzen Kegel, dessen Achse stets genau in die Richtung der Teilungsachse fällt.

Betrachtet man ein solches Centrosom vom Pole, so ist seine Begrenzung stets genau kreisförmig, aber der Durchmesser ist gegen früher gewachsen; sieht man es in der Seitenlage der Spindel, so erhält man Bilder, die nach dem Stadium, aber auch

---

1) Doch habe ich auch Fälle beobachtet, wo die Centrosomen gerade im Stadium der fertigen Spindel am größten waren.



individuell verschieden sind (Fig. 74, 75, 76, Taf. VI; Fig. 103, 104, Taf. VIII). Schon auf dem Stadium der Aequatorialplatte, wenn das Ei noch kaum gestreckt ist, kann die Formveränderung beginnen, wie Fig. 74 lehrt, wo das rechte Centrosom in der Richtung der Teilungsachse etwas verlängert ist, während das linke bereits die charakteristische, gegen den Aequator gerichtete Kegelspitze gewonnen hat. Der Mantel des Kegels ist hier noch nach außen gewölbt, später wird er mehr gerade (Fig. 104, Taf. VIII) oder eingezogen, wie ich 2 solche Fälle in meiner Arbeit über die Entwicklung von *Ascaris* (Fig. 36 und 37, Taf. XLV) nach ganzen Eiern abgebildet habe. Ein weiteres Folgestadium, wenn auch manchmal schon sehr frühzeitig eintretend, ist dann dies, daß sich der Kegel sehr stark verkürzt und dabei verbreitert (Fig. 75, Taf. VI, und Fig. 103, Taf. VIII). Bei dieser Abflachung kann der Gegensatz zwischen der basalen und der Mantelfläche ganz verschwinden; das Centrosom hat dann die Form einer flachen bikonvexen Linse. Auf diesem Stadium finde ich seine Begrenzung gewöhnlich ziemlich verschwommen (Fig. 75). Zur Zeit, wo das Ei sich durchschnürt, besitzen die Centrosomen, die sich inzwischen beträchtlich verkleinert haben, nicht selten die Form ganz platter Scheiben (Fig. 76), ein Zustand, der in den Blastomeren, wo die Centrosomen bei der Zellteilung der Oberfläche sehr nahe rücken, noch viel ausgeprägter zur Beobachtung kommt. Ein Bild dieser Art findet sich bei KOSTANECKI und SIEDLECKI (73, Taf. X, Fig. 13).

Nicht selten zeigen sich diese Scheiben im optischen Durchschnitt wie aus drei Anschwellungen zusammengesetzt (Fig. 76), ein Bild, welches so zu erklären ist, daß das scheibenförmige Körperchen einen verdickten Randwulst besitzt und auch im Centrum nach beiden Seiten ausgebaucht ist.

Noch neben den in Bildung begriffenen Tochterkernen können stark abgeplattete Centrosomen vorkommen; meistens aber sind dieselben auf diesem Stadium wieder zur Kugelform (Fig. 77, Taf. VI) oder wenigstens zur Form dicker, bikonvexer Linsen (Fig. 105 und 106, Taf. VIII) zurückgekehrt.

Stets ist die Abplattung des Centrosoms von einer ganz entsprechenden Abplattung des dichteren Teiles der Astrosphäre und in vielen Präparaten von einer merkwürdigen Differenzierung derselben in zwei ganz verschieden aussehende Bereiche begleitet, die sich noch lange erhält, wie dies aus Fig. 76 und 77 (Taf. VI) deutlich wird. Fast immer geht von der Kante des abgeplatteten

Centrosoms ein Kranz stärkerer Radien aus, die gegen den Aequator leicht gebogen sind, ein Verhalten, welches schon in einigen Figuren von VAN BENEDEN und NEYT zu erkennen ist. Ich weise auf diese Verhältnisse hier nur kurz hin, weil sie uns den engen dynamischen Zusammenhang zwischen Centrosom und Sphäre klar vor Augen führen<sup>1)</sup>.

Die besprochene Abplattung von Centrosom und Sphäre entspricht ohne Zweifel der sehr ähnlichen Umformung, welche auf dem gleichen Stadium im Seeigel-Ei eintritt (vgl. Fig. 30 und 31, Taf. III, mit Fig. 75 und 76, Taf. VI), wenn auch die Scheibenform des Centrosoms bei *Ascaris* in etwas anderer Weise erreicht wird. Noch mehr aber als die Entstehungsart der Platte weichen die weiteren Schicksale derselben in den beiden Objekten voneinander ab. Während bei *Echinus* die Scheibe direkt in das Doppelcentrosom übergeht, kehrt sie bei *Ascaris* unter beträchtlicher Verkleinerung zur Kugelform zurück, um sich erst viel später zur Teilung anzuschicken.

Ein Blick auf Fig. 78—80, in welcher letzterem Bilde bereits eine Verdoppelung des Centrosoms zu konstatieren ist, lehrt, wie stark dieses Körperchen in der Tochterzelle noch an Größe abnimmt. Wie diese kontinuierliche Verkleinerung von dem Stadium der Fig. 74 an bis zu dem Zeitpunkte der Verdoppelung zustande kommt, vermag ich nicht genau anzugeben. Natürlich müssen gewisse Teile abgestoßen werden; allein dieser Prozeß scheint sich in den meisten Fällen so allmählich zu vollziehen, daß er kaum bemerkbar ist und die abgestoßenen Teile nicht als solche erkannt werden können. Schon oben habe ich darauf hingewiesen, daß auf dem Stadium stärkster Abplattung die Begrenzung der Centrosomen undeutlich ist (Fig. 75). In Fig. 79 ist von einem späteren Stadium ein solches unscharf begrenztes Centralkörperchen zu

---

1) Die Erscheinung, daß in manchen Eiern die Abplattung des Centrosoms nicht zur Beobachtung kommt, ist sehr auffallend. Eine Erklärung für diese Verschiedenheiten läßt sich vorläufig nicht geben. Doch wäre es denkbar, daß die Abplattung die Folge lokaler Spannungsveränderungen in den Radiensystemen ist, und daß unter Umständen bei der Abtötung die Spannung der Radien beseitigt wird und das Centrosom in seine Gleichgewichtsform — die Kugel — zurückkehrt. Ist die Abplattung wirklich in dieser Weise zu erklären, so ist sie in striktem Widerspruche mit denjenigen Annahmen, welche die Zellteilung durch Zug der Radien zu erklären suchen.

sehen. Diese Bilder mögen mit der Auflösung peripherer Centroplasmaschichten zusammenhängen. Auch ist hier auf Bilder hinzuweisen, wie eines in Fig. 100 (Taf. VII) wiedergegeben ist. Es zeigt eine Sphäre in polarer Ansicht und in derselben einen größeren, nach außen scharf begrenzten, kreisförmigen Fleck, der im Centrum einen kleineren, schwarz gefärbten enthält. Der Durchmesser des großen Bereiches entspricht ungefähr dem eines scheibenförmig abgeplatteten Centrosoms, wie es in Fig. 75 bei schwächerer Vergrößerung abgebildet ist. Dieses Areal ist im Vergleich zur Sphäre sehr dicht und sieht bei schwächerer Vergrößerung homogen aus; bei stärkerer aber läßt es eine zarte Radiärstruktur erkennen und muß also zur Sphäre gerechnet werden. Ich halte es nun für wahrscheinlich, daß wir es hier mit einem der postulierten Uebergangszustände zu thun haben, wo das periphere Centroplasma sich von dem centralen gesondert und ähnlich wie beim Seeigel-Ei der Sphäre angeschlossen hat.

Wie dem aber auch sein mag, an der Verkleinerung der Centrosomen lassen die Eisenhämatoxylin-Präparate so wenig einen Zweifel, wie die Betrachtung ganzer ungefärbter Eier. Meine jetzigen Untersuchungen sind in diesem Punkte in vollem Einklang mit dem, was ich 1888 (13) angegeben und abgebildet habe. Es heißt dort (S. 162), daß das Centrosom in der primären Blastomere wieder zu einem kleinen kugeligen Körperchen geworden ist, „etwa von der gleichen Größe, die es im Ei bei seinem ersten Auftreten erkennen ließ“.

---

Die Kleinheit des Centrosoms zur Zeit seiner Teilung macht es notwendig, diesen Vorgang durch stärker vergrößerte Bilder, als es die bisher betrachteten sind, zu illustrieren. Solche sind auf Taf. VII in Fig. 92—97 dargestellt, und zwar von einem anderen Wurm, dessen Eier sich bei prinzipieller Uebereinstimmung des ganzen Verlaufes in einem nicht uninteressanten Punkte abweichend verhalten. Während nämlich bei den Objekten der Tafel VI die Teilung der Centrosomen in den primären Blastomeren annähernd senkrecht zur alten Teilungsachse erfolgt, zeigen die Eier der Tafel VII in dieser Beziehung alle nur denkbaren Variationen, wie ein Blick auf die Abbildungen erkennen läßt, wobei allerdings gewisse Schiefstellungen vorherrschen. Diese Regellosigkeit ist jedoch, wie die Vergleichung mit den späteren Stadien ergibt, keineswegs abnorm; die Tochtercentrosomen,



welche zuerst ganz beliebig zu einander gestellt sein können, wandern so lange, bis sie ihre typische Endstellung erreicht haben, d. i. bis ihre Verbindungslinie in der kleineren Blastomere in die alte Teilungsachse fällt, in der größeren auf ihr senkrecht steht<sup>1)</sup>.

Das früheste Stadium, auf welchem ich eine Verdoppelung des Centrosoms beobachtet habe, ist in Fig. 92 wiedergegeben. Der Kern ist noch klein, die Sphäre noch deutlich strahlig. Im Centrum eines ziemlich großen helleren Areals, das als Markschicht bezeichnet werden kann, läßt sich das Centrosom schon bei ZEISS E oder LEITZ VII als ein Doppelkorn erkennen. Bei starker Vergrößerung gewinnt man den Eindruck, daß ein fast ungefärbtes, längliches Körperchen vorliegt, in welchem zwei intensiv gefärbte, aber nicht scharf begrenzte Verdichtungen ausgebildet sind.

Ein nach dem Zustande von Zelle und Kern etwas späteres Stadium zeigt Fig. 93. Von einer Markschicht der Sphäre kann man hier kaum sprechen, wenn auch ein hellerer Hof im Umkreis des Centrosoms vorhanden ist. Die Strahlung ist viel weniger deutlich als in dem Präparat der Fig. 92. Das Centrosom erscheint bei schwächerer Vergrößerung einheitlich, in einer Richtung etwas verlängert. Bei starker Vergrößerung erkennt man, daß es aus zwei dicht aneinander gelagerten, sich gegenseitig abplattenden Hälften besteht, zwischen denen ein heller Spalt gerade noch wahrnehmbar ist. Ja, es mag sein, daß nur eine tiefe cirkuläre Furche ein einheitliches Körperchen unvollkommen in zwei zerlegt. Das Bild ähnelt ungemein denjenigen, welche M. HEIDENHAIN (53, Taf. X, Fig. 13 u. 14) von dem Doppelcentrosom in den Salamander-Leukocyten, und KOSTANECKI und SIEDLECKI (73, Taf. XI, Fig. 50) von dem Doppelcentrosom eines Leukocyten von *Proteus* abgebildet haben.

Diese Doppelcentrosomen, von etwas wechselndem Aussehen, scheinen von relativ langem Bestand zu sein. Denn ich habe niemals beobachtet, daß sich die beiden Hälften eher voneinander trennen, als bis der Kern seine volle Größe erreicht hat. Die ersten Stadien dieses Auseinanderrückens sind in meinem Material außerordentlich selten. Ich kann mir dies nicht anders erklären, als daß die beiden Körperchen sehr rasch bis auf eine gewisse Entfernung auseinanderweichen, worauf die weitere Entfernung

---

1) Vergl. hierzu die Arbeiten über die Entwicklung von *Ascaris meg.*, z. B. BOVERI (20).

wieder langsamer erfolgt<sup>1)</sup>. Eine ganz ähnliche Erscheinung bietet ja das Chromatin dar. Stadien mit soeben getrennten Tochterplatten, wie ich eines in meiner Arbeit von 1888 (Fig. 65, Taf. IV) abgebildet habe, kommen im Vergleich zu den späteren sehr selten zur Beobachtung.

Ein Stadium, wo die beiden Schwestercentrosomen um wenig mehr als ihren eigenen Durchmesser von einander entfernt sind, ist in Fig. 94 (Taf. VII) gezeichnet. Es schließt sich sehr eng an das Bild der Fig. 93 an. Die beiden Körperchen sind von der nämlichen Größe wie jene und gleich ihnen in der Richtung ihrer Verbindungslinie abgeplattet. Obgleich ich das Präparat, nachdem es gezeichnet war, noch einmal färbte und dann so wenig auszog, daß die Sphäre fast schwarz blieb, ist der Bereich zwischen den beiden Körperchen, die in einem hellen Hofe liegen und dadurch sehr deutlich hervortreten, ganz ungefärbt. Nichtsdestoweniger läßt sich ein Verbindungsstrang zwischen ihnen nachweisen, der die gleiche Breite zu haben scheint wie die Schwestercentrosomen selbst. Die Sphäre zeigt in ihrem dichten centralen Bereich kaum eine Spur strahliger Struktur, peripher lassen sich noch einige verschwommene radiäre Züge unterscheiden.

Sind die Schwestercentrosomen etwas weiter voneinander entfernt, so nehmen sie gewöhnlich Kugelgestalt an. Zwei Bilder dieser Art sind in Fig. 95 in der linken Zelle und in Fig. 96 (Taf. VII) gezeichnet. In beiden, besonders deutlich in dem der Fig. 96, läßt sich ein feines, leicht tingiertes Fädchen zwischen den Schwestercentrosomen verfolgen. Das so aneinander gekoppelte Paar liegt in einer kugeligen Sphäre, deren spärliche verschwommene Radiärstruktur noch ein Rest der alten Strahlung zu sein scheint.

Die besprochenen Bilder werden so zu deuten sein, daß eine schmale äquatoriale Zone des Muttercentrosoms unter Verlust ihrer Färbbarkeit zu einem Stiel auswächst, der als eine rudimentäre Centralspindel aufgefaßt werden könnte. In einer von den Serien, an denen ich diese Verhältnisse eingehender verfolgte, verschwindet dieser Verbindungsstiel der Tochtercentrosomen sehr bald wieder, wie Fig. 97 (Taf. VII) lehrt, wo zwischen den noch

---

1) Es sei hier bemerkt, daß SCHAUDINN (96) die lange Dauer des Doppelcentrosoms und die plötzliche und sehr schnelle Separation der beiden Hälften bei den Heliozoen im Leben hat konstatieren können.

nahe benachbarten Centrosomen der linken Zelle keine Spur desselben oder auch nur einer Bahn, wo er gelegen haben könnte, zu sehen ist. In anderen Eiröhren fand ich in manchen Fällen noch zwischen beträchtlich weiter von einander entfernten Schwestercentrosomen ein feines, oft etwas gekrümmtes Fädchen verlaufen (Fig. 81, Taf. VI; Fig. 99, Taf. VII). In der Mitte dieses Fädchens habe ich so häufig ein kleines, dunkel färbbares Korn beobachtet (Fig. 81, Taf. VI; Fig. 97a, Taf. VII), daß ich dasselbe kaum mehr als etwas Zufälliges ansehen kann<sup>1)</sup>. Wie dieses Verbindungsfädchen schließlich schwindet, ob es, wie ERLANGER will, in der Mitte reißt und in die Tochtercentrosomen zurückgezogen wird, oder ob es in loco degeneriert, vermochte ich nicht festzustellen.

Ueberblicken wir nun noch einmal im Zusammenhange die zeitlichen Verhältnisse der Centrosomenteilung in Rücksicht auf den Gesamtzustand der Zelle, so müssen wir zwischen dem Zeitpunkte der Verdoppelung und dem des Auseinanderweichens unterscheiden. Die Verdoppelung erfolgt nach meinen Beobachtungen frühestens auf Stadien, wo sich die beiden Schwesterzellen nach der Abschnürung von einander wieder breit aneinander gelegt haben und wo der Kern schon bläschenförmig geworden ist. Zwei von einander getrennte Centrosomen habe ich in keinem Falle früher gefunden, als nachdem der Kern seine volle Größe erreicht und die beiden Blastomeren an ihrer Berührungsfläche jene charakteristischen Wülste gebildet hatten, die zuerst HALLEZ (51) beobachtet und als scheinbare Wiederverschmelzung der Zellen beschrieben hat<sup>2)</sup>. Das gewöhnliche Verhalten scheint zu sein, daß die Trennung der Schwestercentrosomen mit dem Uebergange des chromatischen Gerüsts in das Spirem zusammenfällt. So sehen wir es in Fig. 94 (Taf. VII), und die sich anschließenden Stadien der Fig. 95, 96 und 97 zeigen den Kern in entsprechend fortgeschrittenen Phasen.

---

1) Auch an dem Fädchen, welches die beiden Centrosomen des Eies zunächst verbindet, habe ich dieses Körnchen wahrgenommen.

2) Sollte es nötig sein, so bemerke ich, daß man natürlich bei Untersuchung von Schnitten sehr häufig auf Stadien, wo bereits 2 Centrosomen vorhanden sind, im Schnitt nur eines trifft. Der mit dem Objekt bereits Vertraute wird schon aus den Nebenumständen gewöhnlich entnehmen können, wie es sich verhält. Doch ist es unerlässlich, Serienschnitte zu haben, um völlig sicher zu sein.



Ein einziger Fall ist mir vorgekommen, wo 2 Centrosomen, die ungefähr so weit wie die der Fig. 99 voneinander entfernt waren, neben einem Kerne mit feinem Gerüst vorlagen. Dies dürfte schon als abnorm anzusehen sein; aber auch in diesem Falle wird die Trennung der Schwestercentrosomen nicht früher eingetreten sein als nach voller Ausbildung des ruhenden Kernes.

Diese meine neuen, an Schnitten und mit Eisenhämatoxylin-Färbung gemachten Erfahrungen bestätigen aufs vollkommenste dasjenige, was ich im Jahre 1888 an ganzen Objekten und ohne spezifische Färbung beschrieben hatte. Wie auf S. 168 jener früheren Arbeit (13) hervorgehoben und in Fig. 75 (Taf. IV) abgebildet ist, beobachtete ich die Teilung des Centrosoms, d. h. 2 eben gebildete und noch verbundene Schwestercentrosomen auf Stadien, „wo das Kerngerüst sich bereits wieder in die einzelnen Fäden zu kontrahieren beginnt“, also genau auf dem gleichen Stadium, welches wir in Fig. 94—96 angetroffen haben. Ueber die Teilung selbst heißt es (S. 163): „Die ersten Stadien des Teilungsprozesses sind natürlich bei der Kleinheit des Objektes nicht klar zu erkennen. Immerhin glaube ich in manchen Präparaten an dem noch einfachen kugeligen Körperchen längs eines größten Kreises eine seichte Furche wahrnehmen zu können, die als erste Andeutung einer Trennung in zwei Hälften zu deuten wäre.“ Es waren dies ohne Zweifel jene in unseren Figg. 92 und 93 abgebildeten Zustände, die sich nun mit Eisenhämatoxylin aufs klarste demonstrieren lassen. In Fig. 75 meiner früheren Arbeit ist dann ein Bild gegeben, wo man „dicht benachbart 2 Centrosomen konstatieren kann, die durch ein deutliches Fädchen noch in unzweifelhafter Verbindung stehen“. Die Uebereinstimmung der in dieser Figur in beiden Blastomeren dargestellten Doppelcentrosomen mit unseren Figg. 95 und 96 ist eine vollkommene<sup>1)</sup>. Auch die häufig zu beobachtende Krümmung des Verbindungsfädchens, von der oben die Rede war, konnte ich schon damals als ein sehr allgemeines Vorkommnis feststellen. Dann heißt es

---

1) In dem mir vorliegenden Exemplar meiner Zellen-Studien (Heft II) und also wahrscheinlich auch in anderen sind die Figuren der Tafel IV infolge des nicht exakten Uebereinanderdruckens der einzelnen Platten etwas verdorben, und besonders die in Teilung begriffenen Centrosomen der Fig. 75 haben hierdurch gelitten. Die Betrachtung mit der Lupe lehrt, daß bei richtigem Druck die Tochtercentrosomen kleiner, der Verbindungsstiel dünner aussehen würde.

weiter (S. 163), daß „die beiden Centrankörperchen, indem sie sich immer weiter von einander entfernen, zu ziemlich großen, blassen Kugeln mit einem centralen Korn aufquellen“.

Dieses Wachstum, das ziemlich genau mit der zunehmenden Entfernung Schritt hält und bei dem die Centrosomen gewiß auf das Tausendfache ihres ursprünglichen Volumens anschwellen können, ist in seinen einzelnen Etappen in Fig. 81—87 (Taf. VI) dargestellt, die keiner Erläuterung bedürfen. Die ersten Stadien des Wachstums sind dann noch, aus anderem Material stammend, in Fig. 94—97 (Taf. VII), stärker vergrößert, repräsentiert. Die Centrosomen sind stets aufs schärfste begrenzt und färben sich auf allen Stufen ihres Wachstums ganz gleichmäßig durch und durch, so daß die Annahme, es handle sich in den späteren großen Kugeln nur um einen „Hof“, der sich aus der Astrosphäre im Umkreis eines kleinen „wirklichen Centrankörperchens“ differenziert habe, jeder Begründung entbehrt.

Daß der Wachstumsprozeß, wie er durch die Figurenreihen 81—86 (Taf. VI) und 94—97 (Taf. VII) illustriert ist, nicht etwa dadurch vorgetäuscht wird, daß die Centrosomen der frühen Stadien durch konzentrische Entfärbung künstlich verkleinert wären, dies wird am besten durch die nicht seltenen Fälle bewiesen, in denen die beiden Blastomeren in der Vorbereitung zur Teilung verschieden weit gediehen sind, wie in Fig. 97 und besonders auffallend in Fig. 95. Stets sind dann die schwarzen Kugeln in der weiten vorgeschrittenen Zelle größer als in der anderen. Sodann ist hier nochmals zu betonen, daß man an Stelle der kleinen Kügelchen, die sich in den frühen Stadien nach der Teilung zeigen, durchaus keine größeren Bereiche schwarz gefärbt erhalten kann, wie ich denn z. B. das Präparat der Fig. 94 bei nochmaliger Färbung in fast schwarzem Zustande beließ, ohne daß die beiden Centrosomen sich größer zeigen als in der Abbildung.

---

Ueber das Verhalten der Astrosphäre während der zuletzt betrachteten Periode sei folgendes bemerkt. Nachdem das Centrosom aus seiner abgeplatteten Gestalt zur Kugelform zurückgekehrt ist, wird — manchmal etwas später — auch die Sphäre wieder annähernd kugelig; die verschieden ausgebildeten Radienbereiche werden in Struktur und peripherer Erstreckung ziemlich gleichartig, die Anordnung zu radialen Fäden verschwindet mehr und mehr und geht, wie ich früher gefunden habe und ERLANGER

bestätigen konnte, in vielen Fällen vollständig verloren. Man findet dann im Umkreis des Centrosoms ein dicht körniges, vielleicht wabiges Plasma, das sich in seinem ganzen Habitus und auch in seinem Verhalten gegenüber gewissen Farbstoffen von dem übrigen Plasma sehr deutlich unterscheidet (Archoplasma). Diese Anhäufung wird in manchen Fällen sehr klein und unscheinbar, indem ein großer Teil der Astrosphärensubstanz sich im übrigen Plasma verteilt oder sich in dieses verwandelt. In diesem Falle ist auch das Material, aus dem sich die neuen Sphären anlegen, zunächst äußerst spärlich (Fig. 81, Taf. VI).

In anderen Eiröhren ist die Sphäre auf allen Stadien von sehr ansehnlicher Größe, und eine schwache Radiärstruktur erhält sich dauernd, wenn auch nur in der Peripherie. Diese Verschiedenheiten dürften wohl von der verschiedenen Schnelligkeit abhängen, mit der sich die Eier entwickeln. Sowohl bei Züchtungen der Eier innerhalb der dem Muttertier entnommenen Eiröhren, wie auch isolierter Eier unter dem Deckglase überzeugt man sich, daß die peripher bzw. vereinzelt gelegenen, also dem Sauerstoff gegenüber günstiger gestellten, sich rascher entwickeln, unter Umständen so viel rascher, daß neben beweglichen Embryonen in der Peripherie frühe Furchungsstadien in der Mitte angetroffen werden. Ich halte es nun für sehr wahrscheinlich, daß sich die Sphäre um so mehr rückbildet, je langsamer die Entwicklung vor sich geht, je mehr Zeit also zwischen zwei Zellteilungen vergeht.

Die neuen Radien bilden sich, nachdem die Tochtercentrosomen etwa so weit voneinander entfernt sind wie in Fig. 95 und 96, durch Neugruppierung der Körnchen oder Knötchen zu radial auf die neuen Centren eingestellten Linien, die anfangs sehr spärlich, kurz und undeutlich sind, um sich mit der weiteren Entfernung der Centrosomen mehr und mehr auszuprägen. Ein Uebergang alter Radien als solcher in die neuen Systeme erscheint vollkommen ausgeschlossen. Zwischen den beiden Polen entwickeln sich, manchmal deutlicher, manchmal kaum wahrnehmbar, kontinuierlich gebogen verlaufende Stränge, die sich im übrigen von den anderen Radien in keiner Weise unterscheiden und sich so selten von jenen anderen als ein besonderer Komplex absondern lassen, daß ich es für unthunlich halte, hier von einer Centralspindel zu sprechen.

Wie wir die Umformung des Centrosoms während der Zellteilung von einer entsprechenden Veränderung der Sphäre und seine Verkleinerung von einer Rückbildung der Sphäre begleitet



fanden, so geht nun mit dem Wachstum der Tochtercentrosomen eine Entfaltung und Ausbreitung der beiden neuen Sphären Hand in Hand, wie dies aus einer Vergleichung der Fig. 81—86 (Taf. VI) ersichtlich ist.

Ohne auf die Konstitution der Radiensysteme näher einzugehen, will ich doch bemerken, daß ich in vielen Fällen und gerade auf den Stadien, wo die Centrosomen am größten sind, sehr deutlich eine hellere Markschrift der Sphäre gefunden habe (Fig. 85 und 86), ganz entsprechend den Abbildungen von VAN BENEDEN und NEYR. Ihre Unterscheidbarkeit von der Rindenzone wird dadurch bedingt, daß sie das Eisenhämatoxylin leichter abgibt, was natürlich in einer irgendwie besonderen Konstitution seinen Grund haben muß. Entfärbt man stärker, so verschwindet die vorher so deutliche Abgrenzung fast völlig. — Sehr eigentümlich ist es nun, daß man in manchen Präparaten an Stelle dieser hellen Zone gerade umgekehrt eine schmale, äußerst dichte Schicht der Sphäre antrifft, so daß man hier wirklich bei schwächerer Vergrößerung das Centrosom und die es umgebende Kugelschale für einen einheitlichen, sehr großen Körper halten könnte. Bei stärkerer Vergrößerung aber erscheint das Centrosom in typischer Größe, durch einen sehr deutlichen hellen Spalt von jener dichten Umhüllung abgesetzt, die ihrerseits durch radiäre Struktur als ein Teil der Sphäre gekennzeichnet ist.

Schon im Jahre 1888 (13) habe ich im Mittelpunkte des *Ascaris*-Centrosoms ein außerordentlich kleines Korn nachgewiesen, das seither so vielfach aufgefundene Centrankorn (Centriol). Ich vermochte dasselbe jedoch nicht auf allen Stadien zu sehen, sondern nur, solange die Centrosomen sehr groß und nicht stark lichtbrechend waren, etwa vom Ende der Knäuelphase bis zur fertigen Spindel (Fig. 59); von da ab, in den sich verkleinernden Centrankörperchen, war es nicht mehr zu entdecken.

Diesem Korn, speciell seinem Verhalten bei der Teilung des Centrosoms, sei nun eine genauere Betrachtung gewidmet, wobei ich hinsichtlich der Färbung desselben in Eisenhämatoxylin auf das im Abschnitt A Gesagte verweise: daß nämlich, da sich die Centrosomen konzentrisch entfärben, ein Nachweis der Centriolen mit dieser Methode nur so lange möglich ist, als in einem noch einheitlichen Centrosom ihrer zwei oder mehr vorhanden sind.

In einer Eiröhre fand ich nicht ganz selten schon auf dem Stadium der Aequatorialplatte 2 Centriolen, wie dies in Fig. 102 (Taf. VIII) in beiden Centrosomen zu sehen ist. Ein ähnliches Bild von einem Zweizellenstadium ist in Fig. 109 abgebildet. Ich bemerke nebenbei, daß dieses Ei aus meinem alten Material von 1887 stammt. Ich brachte die in Glycerin eingeschlossenen Eier einiger Objektträger in Paraffin und fertigte Schnitte davon an.

Mehr als 2 Centriolen in einem Pole habe ich niemals beobachtet. Wie im Seeigel-Ei, so scheinen auch bei *Ascaris* alle denkbaren Stellungen zwischen ihnen vorzukommen. Während aber im Seeigel-Ei bei der Umformung des Centrosoms zur Scheibe die Centriolen in deren größten Durchmesser zu liegen kommen, können sie bei *Ascaris* auch in dem abgeplatteten oder kegelförmigen Centrosom beliebig gestellt sein (Fig. 103, 104, Taf. VIII; Fig. 98, Taf. VII), und der Kontrast zwischen der streng radiären Symmetrie von Centrosom und Sphäre mit der ganz variablen Stellung der Verbindungslinie der Centriolen ist ein sehr auffallender. Uebrigens gehören auch auf diesem Stadium 2 getrennte Centriolen nicht zu den häufigen Erscheinungen; vielfach tritt gerade zu dieser Zeit die Teilung des Centriols ein; man findet 2 Körnchen dicht nebeneinander. Erst wenn die 2 Schwesterzellen sich vollständig von einander abgeschnürt haben und die Chromosomen sich zum Gerüst auflockern (Fig. 105, Taf. VIII), dürften zwei Centriolen in einem gewissen, ziemlich konstanten Abstand von einander die Regel sein. Sie verändern sich nicht während der nächstfolgenden Stadien (Fig. 106 und 107); in manchen Präparaten scheint eine zarte Brücke zwischen ihnen vorhanden zu sein.

Was nun ihre Größe anlangt, so glaube ich mit Bestimmtheit behaupten zu können, daß die 2 Schwestercentriolen von Anfang an gleich groß sind; über ihre absolute Größe dagegen sind ganz sichere Aufschlüsse sehr schwer zu erlangen. Denn es unterliegt keinem Zweifel, daß sie sich dem Farbstoff gegenüber ebenso verhalten wie die Centrosomen, nur mit dem Unterschiede, daß sie ihn etwas zäher festhalten. Nachdem sie also durch Entfärbung des Centroplasmas als schwarze Pünktchen zum Vorschein gekommen sind, beginnt auch an ihnen der Prozeß der konzentrischen Entfärbung, bis sie an die Grenze der Wahrnehmbarkeit gelangen und dann verschwinden. Verschiedene Größe in den Präparaten ist also nicht als Verschiedenheit der Objekte selbst zu deuten,

und es besteht die größte Wahrscheinlichkeit, daß alle in meinen Zeichnungen abgebildeten etwas kleiner sind als in Wirklichkeit.

Gehen wir über zu den Schicksalen der Centriolen bei der Teilung des Centrosoms, so wird man kaum zweifeln können, daß die beiden Centrioplasmaverdichtungen, welche die Teilung des Centrosoms einleiten, je ein Centriol zum Mittelpunkt nehmen; allein ein exakter Nachweis hierfür ist an meinem Material sehr schwer zu erbringen. Denn wenn man auch in den durch Fig. 92–96 repräsentierten Teilungsstadien, und ebenso später, durch konzentrische Entfärbung an Stelle der größeren schwarzen Kugeln winzige schwarze Pünktchen erhält, so können dies eben von jetzt an wieder Kunstprodukte sein. Dieser Einwand gilt schon für Fig. 108 (Taf. VIII); denn auf diesem Stadium muß nach sonstigen Erfahrungen die Verdoppelung des Centrosoms bereits vollzogen sein. Auch andere Methoden lassen hier im Stich. Die Substanz der Centrosomen ist zu der Zeit, wo diese Körperchen am kleinsten sind, so dicht und stark lichtbrechend, daß eine weitere Differenzierung nicht in ihnen erkennbar ist. Nur ein paar Eisenhämatoxylin-Präparate sind mir vorgekommen, die etwas mehr zeigen, indem an ihnen das eingetreten war, was bei den Spermatocyten von *Ascaris* den Nachweis der Centriolen auf allen Stadien gestattet, nämlich diffuse Entfärbung des Centrioplasmas. Da die Bilder bei der Kleinheit der Verhältnisse sehr undeutlich sind, beschränke ich mich darauf, an einer willkürlich vergrößerten schematischen Figur zu erläutern, was ich zu sehen glaube (Fig. 93a). In dem noch kugeligen Muttercentrosom ist auf der erreichten Entfärbungsstufe ein grauer Ton auf zwei kalottenförmige Bereiche beschränkt, die durch eine farblose äquatoriale Zone von einander getrennt sind; jede dieser beiden färbbaren Kalotten, die den sich bildenden Tochtercentrosomen entsprechen, enthält eine schwarze Differenzierung, die wohl das Centriol repräsentiert. Das Bild erinnert lebhaft an das sich teilende Centrosom, wie es MAC FARLAND in der *Dialula*-Ovocyte gefunden hat, und wie es in meiner Fig. 22 (Taf. II) abgebildet ist, nur daß hier die Verhältnisse viel größer und insofern etwas anders sind, als das Muttercentrosom eine längsellipsoide Form besitzt und demgemäß der zwischen die beiden färbbaren Kappen eingeschlossene Bereich beträchtlich breiter ist.

Daß die Centriolen in irgend einer Weise die Grundlagen für die Tochtercentrosomen bilden, dies ergibt sich des weiteren noch aus den Stellungsverhältnissen. Ich habe oben schon



erwähnt, daß in einer meiner Serien die Teilung der Centrosomen fast ausnahmslos annähernd senkrecht zur alten Teilungsachse erfolgt (Taf. VI). In dieser Serie zeigen auf den früheren Stadien die Centriolen die gleiche Orientierung, wie dies in Fig. 107 (Taf. VIII), die dem gleichen Material angehört, zu sehen ist. In den Eiern eines anderen Wurmes, nach denen die Figuren der Tafel VII gezeichnet sind, variiert die Verbindungslinie der Tochtercentrosomen zwischen allen denkbaren Stellungen; doch traf ich besonders häufig die in Fig. 92, 95, 96 und 97 zu konstatierende Schiefstellung an. Ganz entsprechend variabel verhalten sich, solange sie nachweisbar sind, die Centriolen (Fig. 102—106, Taf. VIII), auch ihre Verbindungslinie zeigt weitaus am häufigsten die in Fig. 105 gezeichnete Schiefstellung.

Nach all dem Gesagten und unter Berücksichtigung des Umstandes, daß auf späteren Stadien, wenn die neuen Centrosomen gewachsen sind, an ungefärbten Glycerinpäparaten in jedem wieder ein Centriol mit Sicherheit nachgewiesen werden kann (Zellen-Studien, Heft II, Fig. 77), wird die Annahme, daß auch bei unserem Objekt im Centrum der Sphäre auf allen Stadien zwei ineinander geschaltete Gebilde (Centrosom und Centriol) existieren, kaum zu kühn sein. Die einzige andere Annahme, die man überhaupt machen könnte, wäre die, daß nach der Verkleinerung des Muttercentrosoms die beiden Centriolen sehr stark wachsen, so daß sie zu den beiden größeren Bereichen werden, die in Fig. 92 (Taf. VII) gezeichnet und oben als die beiden Hälften des in Teilung begriffenen Centrosoms in Anspruch genommen worden sind. Als Konsequenz dieser Annahme würde sich ergeben, daß die Centriolen noch weiter wachsen bis zu den großen Kugeln, wie sie in Fig. 86 (Taf. VI) dargestellt sind, d. h. daß sie zu den Centrosomen werden; denn die Kontinuität zwischen dem Körperchen der Fig. 94 (Taf. VII) und dem der Fig. 86 (Taf. VI) kann meines Erachtens keinem Zweifel unterliegen. Dann würde weiter folgen, daß sich im Innern dieses Gebildes auf einem gewissen Stadium ein neues Centriol differenziert, dessen Teilstücke ihrerseits wieder zu den Centrosomen der nächsten Generation heranwachsen würden. Ich erwähne diese Möglichkeit, weil sie nicht absolut auszuschließen ist; wie unwahrscheinlich eine derartige Annahme ist, glaube ich nicht weiter ausführen zu müssen.

## b) Litteratur.

Das *Ascaris*-Ei hat in letzter Zeit zwei ausführlichere Bearbeitungen an Schnitten erfahren, von KOSTANECKI und SIEDLECKI (73) und von ERLANGER (35). Die erstere Abhandlung wurde eingehend in der Arbeit meines Schülers, des Herrn Dr. FÜRST (46) besprochen, so daß ich auf die dort gegebene Kritik, mit der ich vollkommen übereinstimme, verweisen kann. Der einzige Punkt, den ich auch meinerseits zur Sprache bringen möchte, ist der, ob die von diesen Autoren abgebildeten „Centralkörperchen“ meinen Centriolen entsprechen, d. h. ob es sich um Fälle handelt, wo — infolge einer besonderen Präparationsweise — nur die Centriolen sich färben, oder ob die gezeichneten Bilder als Produkte einer in einem bestimmten Moment ausgesetzten konzentrischen Entfärbung anzusehen sind. Es ist zweifellos, daß unbedingt das letztere angenommen werden muß, und zwar erstens, weil die gefärbte Stelle in den verschiedenen Abbildungen sehr verschieden groß ist und die beiden Autoren selbst angeben, daß die Größe von dem Grade der Entfaltung abhängig ist, zweitens aber, weil der schwarze Fleck, den KOSTANECKI und SIEDLECKI zeichnen, in der Metakinese und während der Zellteilung die oben beschriebene charakteristische Abplattung zeigt. Dies beweist mit aller Sicherheit, daß hier ein konzentrisch entfärbtes Centrosom, nicht ein Centriol vorliegt; denn dieses bewahrt während der Abplattung des Centrosoms seine Kugelgestalt. Die späteren Stadien, in denen ich 2 Centriolen in dem noch einheitlichen Centrosom gefunden habe, werden bei KOSTANECKI und SIEDLECKI überhaupt nicht behandelt.

In ERLANGER's Arbeit finde ich in betreff der Centrosomen eine vollkommene Bestätigung meiner früheren Angaben, was freilich in der Darstellung dieses Autors kaum hervortritt. Die einzige wesentliche Abweichung von meinen Befunden betrifft die Konstitution des Centrosoms, das ERLANGER aus einer Anzahl von Vakuolen bestehen läßt, die um eine centrale, ziemlich kleine und stark färbbare Alveole herumliegen sollen. Die letztere entspreche meinem Centralkorn. Ich habe diese Angabe, die nur durch ein Diagramm illustriert ist, an meinen Präparaten geprüft und vermag von einem solchen groben Wabenbau des Centrosoms nicht das Geringste zu erkennen. Ist eine solche Struktur vorhanden, so muß sie von solcher Feinheit sein, daß sie an der Grenze des Wahrnehmbaren steht. Die Verdoppelung des Centriols hat ERLANGER nicht beobachtet.

Nachdem das Verhältnis meiner neuen Befunde zu dem, was ich früher gesehen hatte, schon oben dargelegt worden ist, bleibt nun noch übrig, die Angaben von VAN BENEDEN und NEYT (5) vom Standpunkt der neueren Erfahrungen aus einer Betrachtung zu unterziehen. Zwischen VAN BENEDEN und mir bestand eine erhebliche Differenz in 2 Punkten: 1) hinsichtlich der Struktur und zum Teil auch der Größe des Centrosoms, 2) über die Art und den Zeitpunkt der Teilung desselben.

Was den ersteren Punkt anlangt, so war im allgemeinen kein Zweifel, daß das, was ich als Centralkörperchen oder Centrosoma benannt habe, dem VAN BENEDEN'schen *corpuscule central* gleichwertig ist. Bilder, wie die der Fig. 9 (Pl. I) und Fig. 2 und 5 (Pl. VI) bei VAN BENEDEN und NEYT zeigen im Centrum der Sphäre eine Kugel, die in ihrer Größe mit dem Centrosom meiner entsprechenden alten Figuren vollkommen übereinstimmt. Ebenso klar ist die Uebereinstimmung mit meinen neuen Befunden. Man werfe einen Blick auf meine Fig. 76a und 83a (Taf. VI), welche vergrößerte Kopien nach VAN BENEDEN und NEYT darstellen. Die *corpuscules centraux* in diesen Figuren sind ebenso groß, wenn nicht größer als die Centrosomen meiner entsprechenden Zeichnungen. Allerdings finden sich in den Abbildungen von VAN BENEDEN und NEYT die großen Centrosomen, wie ich sie auf gewissen Stadien damals gefunden habe und jetzt ganz ebenso mit Eisenhämatoxylin demonstrieren kann, nicht vor. Dies rührt aber offenbar, worauf ich früher nicht aufmerksam geworden war, in der Hauptsache daher, daß die belgischen Autoren die in Betracht kommenden Stadien, nämlich diejenigen unmittelbar vor und nach der Auflösung des Kernes gar nicht abgebildet haben. Ihre Fig. 5 (Pl. I), mit Vorkernen in Knäuelphase, entspricht ziemlich genau meiner alten Fig. 35 (Taf. II), in der die Centrosomen kaum größer sind als bei VAN BENEDEN und NEYT. Ihr nächstes Bild (Fig. 7) ist sogleich ein Stadium mit weit voneinander entfernten Tochterplatten und beginnender Durchschnürung des Zellkörpers. Aehnlich verhält es sich mit ihren Bildern vom Zweizellenstadium. Ihre Fig. 11 (Pl. I) giebt ein Stadium der Knäuelphase, kaum später als in der rechten Zelle meiner neuen Fig. 95 (Taf. VII); in ihrer Fig. 12 sind die Kerne bereits aufgelöst, in der einen Zelle die Chromosomen sogar schon zur Aequatorialplatte angeordnet. Stadien, wie ich eines seiner Zeit (13) in Fig. 77 (Taf. IV) und wie ich jetzt etwas frühere



in Fig. 85 und 86 (Taf. VI) abgebildet habe, sind bei VAN BENEDEN und NEYT nicht vertreten. Und diese Stadien sind es eben, in denen die Centrosomen ihr größtes Volumen erreichen.

Die von mir selbst anfangs offen gelassene Möglichkeit, daß das, was VAN BENEDEN und NEYT in einigen Figuren als *corpuscule central* abbilden, meinem Centralkorn entsprechen könnte, ist daher mit Sicherheit auszuschließen. Sollte darüber bisher noch ein Zweifel möglich gewesen sein, so muß er angesichts meiner neuen Befunde schwinden. Wie meine jetzigen Präparate in voller Uebereinstimmung mit meinen früheren lehren, sind die Centriolen von so extremer Kleinheit, daß sie sich auch bei stärkster Vergrößerung nur als kleine Pünktchen erkennen und zeichnen lassen. Demgegenüber ist VAN BENEDEN's *corpuscule central*, selbst da, wo er es am kleinsten zeichnet, noch immer ein ansehnliches Körperchen, für das er sogar eine weitere Zusammensetzung aus mehreren Körnchen beschreiben und in seinen Bildern deutlich ausdrücken konnte. Schon damit muß der Gedanke an eine Identität mit dem Centriol hinfällig werden. Man betrachte die Centriolen in meiner Fig. 102 (Taf. VIII) und vergleiche damit die in Fig. 101 wiedergegebene, entsprechend vergrößerte Kopie einer Figur von VAN BENEDEN und NEYT. Der Schluß ist unabweisbar: ihr *corpuscule central* entspricht meinem Centrosom; das Centriol ist in keiner einzigen von VAN BENEDEN's Figuren zu sehen.

Der Umstand nun, daß aus den Abbildungen von VAN BENEDEN und NEYT nicht jener auffallende Größenwechsel der Centrosomen ersichtlich ist, den ich damals und jetzt in ganz gleicher Weise gefunden habe, erklärt sich nicht allein daraus, daß in der Abhandlung dieser beiden Autoren die Centrosomen auf jenen Stadien, wo sie am größten sind, nicht dargestellt sind, sondern fast noch mehr daraus, daß bei VAN BENEDEN und NEYT auch diejenigen Stadien, auf denen ich die Centrosomen am kleinsten gefunden habe, nämlich vor, während und nach ihrer Teilung, nicht vertreten sind, worauf ich unten zurückkommen werde.

Bezüglich der Angabe VAN BENEDEN's, daß das Centrosom aus einem Haufen von Körnchen bestehe, kann ich nur annehmen, daß die Centrosomen in seinen Präparaten nicht gut erhalten waren und jenen körnigen Zerfall zeigten, den ich im Abschnitt A beschrieben und in Fig. 18 (Taf. I) abgebildet habe.

Wir kommen nun zu einer viel wichtigeren Frage, zu der nach dem Zeitpunkt der Teilung des Centrosoms.

Schon aus meiner ersten, vor VAN BENEDEN und NEYT's Veröffentlichungen erschienenen Mitteilung (9) ist ersichtlich, daß ich noch in der ruhenden Blastomere ein einfaches Centrosoma gefunden habe, welches sich dann teilt. Nach VAN BENEDEN und NEYT dagegen sind schon in den ersten Stadien der Kernrekonstruktion, ja schon früher, in dem noch nicht geteilten Ei, in jedem Pole zwei, allerdings noch durch einen dicken Stiel verbundene Centrosomen vorhanden. In meiner ausführlichen Arbeit von 1888 mußte ich mich darauf beschränken, die starke Differenz zwischen diesen Befunden und den meinigen zu konstatieren. Wie oben erwähnt, sah ich damals genau wie jetzt die Teilung, d. h. das Auseinanderrücken der Schwestercentrosomen, erst eintreten, nachdem der Kern seine volle Größe erreicht hat und gewöhnlich bereits Spuren der Knäuelbildung erkennen läßt. Ich möchte nun nicht unterlassen, zu betonen, daß das Material, auf welches sich meine Erfahrungen stützen, ein ungeheuer großes und dabei äußerst mannigfaltiges ist. Seit 1886 habe ich in München und hier eine große Anzahl von Eiröhren konserviert und zu Präparaten verarbeitet. Meine Untersuchungen über die Entwicklung von *Ascaris*, zum Teil experimenteller Natur, brachten mir immer wieder diese Stadien vor Augen. Mehrere Zoologen, die im hiesigen Institut arbeiteten, die Herren O. MEYER (83), W. R. COE, A. APPELLÖF, E. FÜRST (46), J. HJORT u. a. haben *Ascaris*-Eier in toto oder an Schnitten untersucht, und ich hatte Gelegenheit, ihre Präparate zu sehen. Ausnahmslos bestätigte sich mir meine erste Erfahrung.

Vollkommen hiermit übereinstimmend sind, so weit sie reichen, die Beobachtungen von KOSTANECKI und SIEDLECKI. Diese Autoren konstatieren ausdrücklich, daß die im Stadium der Metakinese zu flachen Scheibchen abgeplatteten Centrosomen (ihre Fig. 13 zeigt diesen Zustand sehr gut) stets wieder kugelig werden, so daß die entstehende Tochterzelle ihre Existenz mit einem einfachen Centrosom beginnt (vergl. ihre Fig. 31); und auch während der Rückbildung der Strahlung und des Uebergangs zu der körnigen Sphäre haben KOSTANECKI und SIEDLECKI, wie aus ihren Angaben auf S. 204 hervorgeht, ein noch ungeteiltes Centrosom beobachtet.

Wenn ERLANGER den Ausführungen dieser Autoren zum Teil widerspricht und die auch von ihm beobachtete Abplattung „als die Vorbereitung zu einer Teilung des Centrosoms“ ansehen zu müssen glaubt (S. 381), so hat er dafür nicht nur nicht den geringsten Beweis erbracht, sondern er muß sich auch von seinen sämtlichen

eigenen in Betracht kommenden Figuren (Fig. 15, Taf. XVI, Fig. 1, 2, 3, 4, Taf. XVII) widersprechen lassen, die die Rückkehr der Scheibe zur Kugel und somit ein zunächst ganz einheitliches Centrosom in jeder Tochterzelle deutlich zeigen.

Endlich ist zu erwähnen, daß VAN BENEDEN selbst in seiner großen Abhandlung von 1883 in seinen Figg. 11, 12, ja selbst noch 13 auf Taf. XIX<sup>ter</sup>, welche annähernd meinen Figg. 78—80 (Taf. VI) entsprechen, eine noch einheitliche, annähernd kugelige Sphäre mit einem Centralkörperchen abgebildet hat.

Zur Ergänzung dieser an konservierten Objekten gewonnenen Resultate führe ich noch meine Beobachtungen an lebenden Eiern an. Ich habe neuerdings an zahlreichen Ascaris-Eiern die Zellteilung im Leben verfolgt und dabei, wie oben schon erwähnt, in günstigen Fällen die Centrosomen selbst, in anderen wenigstens die Radien der Sphären und in ihrem Mittelpunkt ein dem Centrosom entsprechendes radienfreies Areal wahrnehmen können. Betrachtet man nun die sich teilenden Eier oder Blastomeren in der Richtung der Teilungsachse, so zeigt sich, daß Centrosom und Sphäre während der Durchschnürung der Zelle vollständig kreisrund bleiben und daß diese Bildungen, so lange sie überhaupt verfolgt werden können, was mir bis nach Deutlichwerden des Kernbläschens möglich war, keine Andeutung einer Verdoppelung durch Streckung oder Einschnürung erkennen lassen.

Mit der Konstatierung dieser Uebereinstimmung soll keineswegs behauptet werden, daß nicht abnormer Weise einmal das Centrosom sich früher teilen könne, wenn auch solche Fälle zu den allergrößten Seltenheiten gehören müßten. Allein jedenfalls trifft diese Annahme auf die Befunde von VAN BENEDEN und NEYT nicht zu; denn die Bilder, die sie geben, tragen die deutlichsten Kennzeichen, daß sie nicht eine abnorm frühzeitige Teilung des Centrosoms darstellen, sondern daß es sich in dem, was die beiden Autoren für den Beginn einer Teilung gehalten haben, um nichts anderes handelt als um jene von KOSTANECKI und SIEDLECKI, von ERLANGRR und von mir übereinstimmend beobachtete Abplattung während der Metakinese und während der Entstehung der Tochterzellen.

Um dies zu beweisen, ist es notwendig, die Abbildungen von VAN BENEDEN und NEYT etwas genauer zu analysieren. Die Photogramme, die der Abhandlung beigegeben sind, lassen von den fraglichen Verhältnissen nichts erkennen, was in Anbetracht der Kleinheit und Zartheit dieser Strukturen nicht wunder nehmen



kann. Hat doch auch ERLANGER, obgleich er Schnitte photographieren konnte, in denen die Centrosomen intensiv gefärbt waren, darauf verzichten müssen, diese Körperchen in den Teilungsstadien zu reproduzieren. Auch die schematischen Figuren der Taf. VI kommen für unsere Frage nicht in Betracht; und wenn hier Fig. 13 neben einem ganz jungen Kern ein in Teilung begriffenes Centrosom darzustellen scheint, so ist zu bemerken, daß ein derartiger Zustand in Wirklichkeit nicht vorkommt. Es bleiben also die nach der Natur gezeichneten Figuren der Taf. I übrig.

Die kritische Periode, in welcher die Teilung vor sich geht, wird auf dieser Tafel durch 2 Figuren begrenzt, Fig. 8, welche die beiden vor kurzem entstandenen primären Blastomeren in einem Stadium zeigt, wo die Tochterchromosomen sich zur Bildung der Kerne anschicken, und Fig. 9, wo in diesen beiden Zellen die Kerne anfangen sich zur nächsten Teilung vorzubereiten. Ich habe die beiden Bilder<sup>1)</sup>, welche bei VAN BENEDEN und NEYT ohne Zwischenstadien aneinander gereiht sind, in meinen Figg. 76a und 83a (Taf. VI) wiedergegeben, wobei ich mir nur die Abänderung erlaubt habe, die bei VAN BENEDEN und NEYT in viel kleinerem Maßstabe gezeichnete Fig. 9 (meine Fig. 83a) ungefähr in der gleichen Größe zu zeichnen wie Fig. 8 (Fig. 76a). Ich stelle die beiden Bilder zum Vergleich neben meine entsprechenden Stadien, wodurch sich ohne weiteres ergibt, welche Bedeutung ihnen zukommt.

Was zunächst Fig. 9 (meine Fig. 83a) anlangt, so zeigt sie zwei völlig ausgebildete, noch in Kontakt stehende Sphären, ganz übereinstimmend mit denen, die VAN BENEDEN im Ei zeichnet und von denen er sagt (S. 57), daß sie simultan auftreten. Dieses Bild beweist also jedenfalls über die Teilung der Centrosomen und Sphären gar nichts. Daß neben einem intakten Kern zwei in Kontakt stehende strahlige Kugeln mit Centralkörperchen bestehen können, hat übrigens schon im Jahre 1879 FOL für das Ei von *Pterotrachea* beschrieben und abgebildet.

Als das einzige Bild, welches die Teilung darthun könnte, bleibt sonach das der Fig. 8 übrig<sup>2)</sup>. Was es vorstellt, darüber kann kein Zweifel sein: es zeigt das zur Scheibe abgeplattete Centrosom, ganz entsprechend meiner Fig. 76, und die damit Hand

1) d. h. von jedem nur die eine Blastomere.

2) Ein ähnliches Bild von einem noch jüngeren Stadium ist in VAN BENEDEN's Fig 7 (Pl. I) gezeichnet. Es dürfte ungefähr meiner Fig. 75 entsprechen.

in Hand gehende Abplattung der Sphäre. Das Bild ist, abgesehen von der feineren Ausführung, die ich als ziemlich schematisch bezeichnen muß, völlig korrekt, nur von dem Autor unrichtig gedeutet. Was VAN BENEDEN als Streckung von Centrosom und Sphäre zur Einleitung ihrer Teilung auffaßt, ist nichts anderes als die im optischen Schnitt sich darstellende Abplattung dieser Gebilde, die bei einer Drehung des Eies um seine Längsachse in jedem Moment genau das gleiche Bild liefern würde<sup>1)</sup>. Es kann bei der vollen Uebereinstimmung dieser Figur mit den Befunden von KOSTANECKI und SIEDLECKI, ERLANGER und mir nicht zweifelhaft sein, daß auch der weitere Verlauf in dem Material von VAN BENEDEN und NEYT der gleiche sein würde, wie oben beschrieben, daß also diese angeblich in Teilung begriffenen Centrosomen und Sphären sich wieder zur Kugel abrunden würden. Allein diese folgenden Zustände von der Entstehung der Tochterkerne bis zu deren voller Ausbildung, also jene ganze wichtige Periode, in welcher sich die Abrundung des Centrosoms, seine Verkleinerung und Teilung, sowie die erste Größenzunahme der Tochtercentrosomen vollzieht, ist in den nach der Natur gezeichneten Bildern von VAN BENEDEN und NEYT gar nicht vertreten.

Offenbar war die Erhaltung der von den belgischen Forschern studierten Eier, wie ja schon aus ihren Angaben über die Konstitution der Centrosomen geschlossen werden muß, keine sehr gute, so daß ihre Präparate die Sphären und Centrosomen zwar auf jenen Stadien, wo sie auf der Höhe ihrer Entfaltung stehen, mit großer Deutlichkeit darboten, wogegen sich in jener Periode, wo diese Bildungen klein und unscheinbar sind, d. i. vor, während und nach der Teilung, nichts Sicheres von ihnen erkennen ließ. Wenn es für diese Behauptung noch eines Beweises bedürfte, so wäre er darin gegeben, daß den belgischen Autoren nicht nur in den Blastomeren diese Stadien völlig entgangen sind, sondern auch im Ei. Das Früheste, was sie nachweisen konnten,

1) Die Täuschung, der VAN BENEDEN hier unterlegen ist, indem er die Stadien der Abplattung für Teilungsstadien gehalten hat, ist natürlich bei Betrachtung ganzer Eier viel leichter möglich als an Schnitten, da die Begrenzung der Centrosomen und vor allem ihre Abgrenzung gegenüber den an die Kante sich ansetzenden, häufig sehr starken Radien viel weniger deutlich ist. Ich habe ganze Eier von den in Fig. 75 und 76 abgebildeten Stadien gesehen, nach welchen man ohne großen Zwang ein Bild, wie VAN BENEDEN'S Fig. 7 (Pl. I), zeichnen könnte.

sind 2 bereits wohl ausgebildete, wenn auch noch in Kontakt stehende Sphären. Die von mir beschriebene einfache Archoplasma-Anhäufung mit einem zunächst einfachen, dann doppelten Centrosom und die allmähliche Herausbildung der beiden Sphären aus diesem Zustand, Verhältnisse, die sowohl ERLANGER wie KOSTANECKI und SIEDLECKI ganz übereinstimmend bestätigt haben, hat VAN BENEDEN nicht erkennen können.

Anmerkung. VAN BENEDEN's Werk hat, mit vollem Recht, eine außerordentliche Wirkung ausgeübt, und es ist für diese Wirkung nicht sehr wichtig, wenn es sich nachträglich ergibt, daß die von diesem hervorragenden Forscher aufgestellte Behauptung einer Persistenz und Teilung der Centrosomen nicht auf einer wirklichen Beobachtung der in Betracht kommenden Stadien, sondern nur auf irrtümlicher Deutung eines Zustandes und Ignorierung der folgenden beruhte. Immerhin ist dieser Sachverhalt für die Geschichte der Centrosomenfrage bemerkenswert, wie denn überhaupt vom historischen Standpunkte aus hier eine Anmerkung am Platze sein dürfte. Obgleich das zeitliche Verhältnis meiner Publikationen zu denen von VAN BENEDEN (und NEYR) bis auf den Tag genau klar liegt und sowohl in der Abhandlung der genannten Autoren, wie auch in meiner ausführlichen Arbeit vom Jahre 1888 dargestellt ist, zeigt sich in der Litteratur von Anfang bis in die neueste Zeit, daß eine Anzahl von Forschern, welche über diese Fragen schreiben, von einem Anteil meinerseits trotz Kenntnis meiner Arbeiten gar nichts zu wissen scheinen. Es genüge, anstatt vieler Namen einen einzigen ausgezeichneten zu nennen, denjenigen WALDEYER's, dem schon bei Abfassung seines bekannten, höchst verdienstvollen kritischen Referates von 1888 (102) derjenige Teil meiner ersten Mitteilung, der von den Centrosomen und ihrer Teilung handelt, entgangen war. Es mag zum Teil eine Wirkung dieses Aufsatzes WALDEYER's gewesen sein, daß das gleiche Versehen in die Publikationen anderer Autoren übergegangen ist. Ich habe mich gegenüber diesen irrtümlichen Darstellungen des Verhältnisses bisher darauf beschränkt, gelegentlich die Gleichzeitigkeit der in Betracht kommenden Veröffentlichungen zu erwähnen. Nachdem dies aber ohne Wirkung war und z. B. in einem neueren Referat WALDEYER's vom Jahre 1895 (103) in dem dort gegebenen historischen Ueberblick über die Centrosomenfrage mein Name wieder vollständig fehlt<sup>1)</sup>, könnte mein weiteres Ignorieren den Anschein erwecken, als wenn ich mit dieser Auffassung einverstanden sei. Deshalb konstatiere ich hiermit, daß die erste Publikation, in der das Fortbestehen des Spindelpolkörperchens und die Teilung desselben in die beiden für die nächste Karyokinese bestimmten Polkörperchen beschrieben ist, von mir herrührt, und daß erst kurz darauf, ganz unabhängig davon, die Mitteilungen von VAN BENEDEN und NEYR erschienen sind. Es

1) Ähnlich in WALDEYER's Vortrag vom Jahre 1897: Befruchtung und Vererbung (104).



genügt, um dies klarzustellen, einen Satz aus dem Postskriptum zu der Abhandlung der beiden belgischen Forscher zu citieren (p. 78), welcher lautet: „De plus, plusieurs des faits relatés ci-dessus, en ce qui concerne l'origine, la destinée des sphères attractives, et notamment la division des corpuscules centraux, ont été observés par M. le Dr. BOVERI.“ — Daß das Verhältnis sich nunmehr noch in weit höherem Maße zu meinen Gunsten herausgestellt hat, bedarf nach dem oben Dargelegten keiner weiteren Ausführung.

Nachträgliche Anmerkung. Wie falsch die in Rede stehenden Verhältnisse vielfach selbst von Autoren dargestellt werden, von denen man eine genaue Kenntnis derselben erwarten dürfte, dafür kommt mir soeben wieder ein schlagendes Beispiel vor Augen. FLEMMING schreibt in einem Aufsatz „Ueber Zellteilung“, der in No. 16 der Berliner klin. Wochenschrift (1900) erschienen ist, mit Rücksicht auf die Centrosomen in einer Anmerkung (S. 3): „Entdeckt von E. VAN BENEDEN, 1875 — 1876; alsbald bestätigt von BOVERI.“ — Diese Darstellung enthält so viel Unrichtiges, als man in einen so kurzen Satz nur bringen kann. Erstlich sind die Centrosomen nicht zuerst von VAN BENEDEN, sondern von FLEMMING selbst beschrieben worden, wie näher bei E. FÜRST (46, S. 103) ausgeführt ist. FLEMMING scheint auf diese Entdeckung zu Gunsten VAN BENEDEN's verzichten zu wollen; allein er kann nicht davon befreit werden, der erste gewesen zu sein, der Centrosomen als körperliche Gebilde im Centrum der karyokinetischen Radiensysteme klar beschrieben und abgebildet hat. Daß er auf diese Entdeckung nicht viel Gewicht legt, ist gerechtfertigt. Denn der bloße Nachweis körperlicher Differenzierungen in den Polen der fertigen Spindel — und weiter ist weder FLEMMING, noch im Jahre darauf VAN BENEDEN gelangt — hatte für unsere Einsicht in die Zellteilungsphänomene kaum eine Bedeutung. Ist ja doch BÜTSCHLI, der an Stelle dieser Centralkörperchen nur „Centralhöfe“ unterscheiden konnte, als derjenige Forscher zu bezeichnen, der damals weitaus am tiefsten in das Wesen der karyokinetischen Erscheinungen eingedrungen war. — Das Vorhandensein der „Spindelpolkörperchen“ (corpuscules polaires) wurde von verschiedenen Autoren für mancherlei Zellen alsbald bestätigt, nicht aber, wie FLEMMING in dem oben citierten Satze behauptet, von mir; denn ich war damals ein 14-jähriger Gymnasiast und habe erst etwa 10 Jahre später begonnen, mich mit cellulären Untersuchungen zu beschäftigen. Ich weiß wohl, was FLEMMING mit seiner Bemerkung im Auge hat; er meint meine Veröffentlichung vom Jahre 1887 (9), in der ich das Spindelpolkörperchen für die Blastomeren von *Ascaris meg.* als dauerndes Zellenorgan nachgewiesen, seine Vermehrung durch Zweiteilung und seinen Anteil an der Bildung der Sphären und indirekt am Aufbau der mitotischen Figur beschrieben habe. Allein hiermit habe ich nicht E. VAN BENEDEN bestätigt, sondern diese Thatfachen, welche die Grundlage für die Lehre von den Centrosomen bilden, sind in dieser meiner Publikation überhaupt zum ersten Mal beschrieben.

## Abschnitt C.

## Allgemeiner Teil.

## Kapitel I.

**Größe und Beschaffenheit der Centrosomen. Die Centriolen.**

Die Centrosomen sind entdeckt und in ihrer ganzen Geschichte von einer Teilung bis zur nächsten verfolgt worden, ehe man besondere Färbemittel zu ihrer Darstellung anwandte. Daraus geht schon hervor, daß sie eine Eigenschaft besitzen müssen, welche sie — an konservierten Objekten<sup>1)</sup> — von ihrer Umgebung unterscheiden läßt. Diese Eigenschaft ist ihr starkes Lichtbrechungsvermögen, wie es in Glycerin und besonders in Wasser zur Wirkung kommt. Ich habe schon in meinen ersten Veröffentlichungen auf diese Eigenschaft ausdrücklich aufmerksam gemacht und wieder im Jahre 1895 auf die Wichtigkeit der Untersuchung ungefärbter Präparate in schwach lichtbrechenden Medien hingewiesen. Trotzdem ist die Meinung fast allgemein verbreitet, daß die Centrosomen nur mit besonderen Färbemethoden dargestellt werden könnten. Eine Ausnahme macht neuerdings E. BALLOWITZ (1), der bei seinen schönen Untersuchungen über die Centrosomen im Salpenepithel wieder zu jenem einfachen Untersuchungsverfahren zurückgekehrt ist und bei seinem Objekt die ungefärbten Centrosomen trotz ihrer Kleinheit so deutlich und scharf begrenzt findet, daß sie leicht und sicher erkannt werden können. Seine Beobachtungen führen ihn zu dem Satze (S. 4), „daß es mit größerer Sicherheit und mehr Konstanz gelingt, die Centrosomen an dem mit FLEMMING'scher Lösung fixierten, ungefärbten Material zu erkennen, als durch spezifische Tinktion an den mit Sublimat behandelten Objekten sichtbar zu machen“, eine Ueberzeugung, die mit dem, was ich 1895 (S. 62) hierüber gesagt habe, aufs beste übereinstimmt.

In manchen Zellen wird dieses starke Lichtbrechungsvermögen vielleicht genügen, um Centrosomen, auch wenn sie direkt in in-

---

1) Die Erkennung der Centrosomen im Leben scheint nur bei sehr wenigen Objekten möglich zu sein. Hierher gehören einige einzellige Organismen, so nach der von LAUTERBORN (74) bestätigten Entdeckung BÜTSCHLI's (24) gewisse Diatomeen, sowie einige Heliozoen (SCHAUDINN, 96); sodann nach dem oben Mitgeteilten die Blastomeren von Ascaris meg.

differentes Protoplasma eingebettet sind, mit Sicherheit aufzufinden. In den Objekten dagegen, die mir genauer bekannt sind, giebt es im Protoplasma noch mancherlei stark lichtbrechende Körperchen von zum Teil ganz der gleichen Größe, so daß die Centrosomen, wenigstens auf gewissen Stadien, nur durch ihre Lage in einer specifischen Umgebung: der Sphäre, kenntlich werden. So sind z. B. die kleinen Centrosomen in den ruhenden Blastomeren von *Ascaris* ganz allein nur durch ihre Lage im Mittelpunkte der Sphäre als solche nachweisbar. Freilich gilt dies nach meinen Erfahrungen nicht nur für ungefärbte, in Wasser oder Glycerin untersuchte Präparate, sondern auch für alle Arten von Färbungen. Denn die im Protoplasma verstreuten Körner, die mit den Centrosomen gleiche Größe und gleiches optisches Verhalten aufweisen, scheinen sich auch den Farbstoffen gegenüber und speciell gegen das Eisenhämatoxylin ganz entsprechend zu verhalten. So ist auch am Eisenhämatoxylin-Präparat das Centrosom der ruhenden *Ascaris*-Blastomere von den bald spärlichen, bald zahlreichen ganz gleich aussehenden Körnern nur durch seine Lage in einer besonderen Umgebung unterscheidbar.

Einen Farbstoff, der Centrosomen specifisch färbt, in dem Sinne, wie sich das Karmin als specifischer Chromatin-Farbstoff bezeichnen läßt, giebt es bis jetzt nicht; und das nicht selten angeführte Argument, daß ein Gebilde als Centrosom anzusehen sei, weil es sich in Eisenhämatoxylin schwarz färbt, kann nicht das geringste Gewicht beanspruchen. Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß es Zellen giebt, in deren Protoplasma andere schwarz färbbare Körperchen vollständig fehlen, so daß das, was im Protoplasma dieser Zellen das Eisenhämatoxylin besonders stark festhält, immer ein Centrosom ist. Gerade in diesen Fällen aber dürften die Centrosomen nach den Erfahrungen von mir und BALLOWITZ durch die Betrachtung der ungefärbten Objekte in Wasser oder Glycerin mit gleicher Sicherheit nachweisbar sein.

Und so glaube ich, daß man im allgemeinen bezüglich der Darstellungsmittel für Centrosomen folgendes behaupten darf. Wo das Protoplasma und die Centrosomen so beschaffen sind, daß diese Körperchen an gefärbten und speciell an Eisenhämatoxylin-Präparaten mit Bestimmtheit als solche kenntlich sind, da werden sie sich, wenn die Verhältnisse nicht ganz minutiöse sind, auch an ungefärbten Präparaten erkennen lassen. Wo dagegen die letztere Art der Untersuchung wegen Mangels einer specifischen Umgebung und wegen des Vorhandenseins ganz ähnlicher licht-



brechender Körperchen eine Erkennung der Centrosomen nicht gestattet, da dürfte auch in der Regel die Färbung nichts nützen. Ich führe als Beispiel die Erfahrungen von MAC FARLAND über die Befruchtung des Eies von *Pleurophyllidia californica* an, wo die Sperma-Centrosomen, solange sie von einer Strahlung umgeben sind, als schwarze Pünktchen aufs klarste hervortreten, desgleichen später die von Strahlung umgebenen, ohne Zweifel damit identischen Centrosomen der ersten Teilungsfigur, wogegen auf den Zwischenstadien, in denen die Sphären fehlen, auch die Centrosomen nicht erkennbar sind, weil Hunderte von indifferenten Körnern des Protoplasmas sich genau ebenso darstellen.

Mit diesen Auseinandersetzungen will ich der starken Ueberschätzung entgegentreten, welche die Eisenhämatoxylin-Färbung erfahren hat; den hohen Wert dieser Methode erkenne ich jetzt, wie früher, rückhaltlos an. Er liegt einmal in der bequemen und demonstrativen Art der Darstellung der Centrosomen an Dauerpräparaten und in der Möglichkeit, bei richtiger Anwendung der Methode (vgl. Abschnitt A) feinere Strukturen (Centriolen) in denselben mit besonderer Klarheit zur Anschauung zu bringen; sodann aber, und dies ist das Wichtigste, wird die intensive Schwarzfärbung auf hellem Grunde Centrosomen von einer Kleinheit noch erkennen lassen, die durch ihr bloßes Lichtbrechungsvermögen nicht mehr nachweisbar sind.

Im allgemeinen sind die Centrosomen so kleine Körperchen, daß schon dieser Umstand die Entscheidung, ob sie eine weitere Struktur besitzen, sehr erschweren muß. Berücksichtigt man ferner, daß in letzter Zeit Centrosomen meist im Zustande tiefer Schwarzfärbung studiert worden sind, so läßt sich leicht verstehen, daß über ihre Struktur nur wenige Angaben vorliegen, ja daß eine für unsere Hilfsmittel nachweisbare weitere Zusammensetzung überhaupt als etwas den Centrosomen nicht Zukommendes in Abrede gestellt werden konnte.

Bei dieser Frage ist nun zu unterscheiden zwischen dem Vorhandensein eines spezifischen Centralgebildes, des Centriols, und einer feineren Struktur der das Centriol umgebenden Centrosomen-Substanz, des Centroplasmas. An dieser Stelle soll nur von diesem letzteren die Rede sein. Ich selbst finde das Centroplasma an der Mehrzahl der von mir untersuchten Objekte mit allen Methoden fast oder völlig homogen. Nur im Seeigel-Ei konnte ich eine feinere Struktur erkennen, die je nach der Konservierung einigermmaßen wechselnd ist und die ich an den Präparaten, die

ich für die zuverlässigsten halte, als eine ungemein feine Schaumstruktur bezeichnen möchte. Daß ein ähnliches Gefüge auch anderwärts vorkommt, lehren z. B. die schönen Abbildungen SOBOTTA's (97) vom Amphioxus-Ei, desgleichen diejenigen GRIFFIN's (48) vom Thalassema-Ei (er bezeichnet die Centrosomen als Centrosphären) und manche anderen Angaben der Litteratur. Da es sich in allen diesen Fällen um sehr große Zellen und demgemäß um sehr große Centrosomen handelt, so könnte man denken, daß hier eine Struktur, die überall besteht, zu Dimensionen ausgebildet sei, die uns in den Stand setzen, sie wahrzunehmen. Denn die gleichmäßige Schwarzfärbung, welche viele Centrosomen in Eisenhämatoxylin annehmen, ist durchaus kein Beweis für homogene Beschaffenheit; auch das netzig-wabige Seeigel-Centrosom kann sich bei diesem Verfahren als schwarze Kugel darstellen (Fig. 54, Taf. IV). Man könnte aber auch annehmen, daß in jenen Fällen, wo eine Zelle sehr große Centrosomen nötig hat, in das eigentliche Centroplasma eine andere Substanz in Form von kleinsten Tröpfchen eingelagert sei, so daß das Centrosoma von der Furchungsspindel eines Seeigel-Eies sich zu jenem des Ascaris-Eies etwa verhalten würde wie ein Actinosphaerium zu einer Amöbe.

Als Kunstprodukte muß ich nach meinen Erfahrungen alle diejenigen Bilder bezeichnen, in denen in einer Sphäre an Stelle eines einfachen, sei es homogenen, sei es wabigen Körperchens, ein Haufen von Körnchen zu sehen ist. Nachdem ich an den verschiedensten Objekten (vgl. Abschnitt A), bei denen über die normale Beschaffenheit der Centrosomen kein Zweifel bestehen kann, einen körnigen Zerfall als Folge mangelhafter Konservierung oder pathologischer Veränderungen eintreten sah, halte ich mich für berechtigt, diejenigen Fälle der Litteratur, in denen als Centrum der Astrosphäre ein variabler Komplex von zahlreichen Körnchen beobachtet worden ist, speciell also die Angaben M. HEIDENHAIN's über die „Mikrocentren“ mehrkerniger Riesenzellen (55) in gleicher Weise zu beurteilen<sup>1)</sup>.

Als centrale Differenzierung enthält das Centrosom ein noch viel kleineres Körnchen, das Centrakorn oder Centriol, welches gleichfalls unter Umständen ohne Färbung sichtbar sein

---

1) HEIDENHAIN's „Mikrocentren“ in den Riesenzellen des Knochenmarkes verlangen allerdings eine andere, schon früher von mir gegebene Deutung, worauf ich unten zurückkomme.

kann, so daß ich schon im Jahre 1888 im Stande war, es im Ascaris-Ei auf gewissen Stadien nachzuweisen. Das Centriol ist noch stärker lichtbrechend als das Centrosom, und dieser Umstand sowohl, wie sein Verhalten gegen das Eisenhämatoxylin weisen darauf hin, daß es dichter ist als das Centroplasma. Daß dieses Gebilde ein Bläschen sei, wie HÄCKER (49) für das Ei von *Sida crystallina* und ERLANGER (35) für das Ascaris-Ei angegeben haben, muß ich für die von mir studierten Objekte bestreiten; ich finde das Centriol überall als ein Pünktchen, in Eisenhämatoxylin-Präparaten, in denen es gefärbt ist, als ein schwarzes Pünktchen, dessen Kleinheit jede weitere Analyse unmöglich macht.

Vergleicht man das Centrosom mit seinem Centralkorn, wie es im Seeigel-Ei, im Ei und den Spermatocyten von *Ascaris*, in den Ovocyten von *Dialula* ganz übereinstimmend vorliegt, in 3 Tiergruppen also, für die wir keinen Anhaltspunkt irgend näherer Verwandtschaft haben, so wird man zu der Meinung gedrängt, daß in dieser Beschaffenheit des Centrosoms ein Verhalten von sehr allgemeiner Verbreitung gegeben sein müsse. Es dürfte daher an dieser Stelle eine kurze Erörterung am Platze sein, wie jene Fälle, wo in der Sphäre ausdrücklich ein nicht weiter zusammengesetztes Gebilde beschrieben worden ist, zu beurteilen sind.

Zunächst sind solche Fälle zu erwähnen, wo die Abbildungen keinen Zweifel lassen, daß die Autoren als Centrosomen die Centriolen in Anspruch nahmen, während sie die Centrosomen selbst zwar mehr oder weniger klar gesehen, aber als Sphäre, Markschicht der Sphäre, Centroplasma, Centrosphäre oder anders bezeichnet haben. Hierher gehören, außer den oben für das Seeigel-Ei aufgeführten Angaben von KOSTANECKI und ERLANGER, diejenigen von GRIFFIN (48) für das Ei von *Thalassema*, von MEAD (80) für das Ei von *Chaetopterus* u. a. Hier handelt es sich also wesentlich nur um eine Differenz in der Benennung, und wenn manche Darstellungen den Eindruck machen, als sei im Umkreis der Centriolen ein von der Sphäre unterscheidbares Centralgebilde (Centrosom) nicht vorhanden, so glaube ich, aus den ganz ähnlichen Angaben, welche für *Ascaris* und *Echinus* gemacht worden sind, vorläufig zu dem Schlusse berechtigt zu sein, daß ungünstige Untersuchungsbedingungen die Abgrenzung des Centrosoms gegen die Sphäre übersehen ließen<sup>1)</sup>.

---

1) Eine eingehendere Erörterung hierüber siehe in Kapitel III: Das Verhältnis von Centrosom und Centriol zur Sphäre.



Sodann sind Fälle zu verzeichnen, wo ein unzweifelhaftes Centrosom vorliegt, für welches die Existenz von Centriolen in Abrede gestellt wird. Dahin gehören die Angaben von SOBOTTA (97) für das Amphioxus-, von BEHRENS (2) für das Forellen-Ei. Daß die letzteren irrtümlich sind, daran kann nach den Untersuchungen HENNEGUY's (58), die neuerdings von W. Hrs (68) bestätigt worden sind, kein Zweifel bestehen. Mögen die Verhältnisse bei der Forelle auch in mancher Hinsicht noch unklar sein, so hat doch HENNEGUY in vielen seiner Figuren im Centrum der Sphäre einen größeren kugeligen Körper, das Centrosom, mit einem winzigen Korn, dem Centriol, abgebildet. Es dürfte kaum zu kühn sein, auch beim Amphioxus das Gleiche anzunehmen, um so mehr, als SOBOTTA in Fig. 29 (Taf. V) in den riesig aufgequollenen Centrosomen je ein kleines Körperchen abgebildet hat, das sehr wohl dem Centriol entsprechen könnte.

Endlich bezüglich solcher Angaben, die sich auf sehr kleine Zellen beziehen, möchte ich folgendes zur Erwägung geben. Ich habe in Fig. 110 eine Zelle aus einer Blastula von Ascaris, in Fig. 111a—c verschiedene Zellen aus einem älteren Embryo abgebildet; die Centrosomen besitzen ungefähr die gleiche relative Größe wie im Ei. Ich habe derartige kleine Zellen in allen Stadien der Teilung gesehen; das Verhalten der Centrosomen ist genau das gleiche wie in den primären Blastomeren, das Anwachsen bei der Vorbereitung zur Teilung, die Abplattung während der Anaphasen sind deutlich zu konstatieren. In diesen Centrosomen Centriolen nachzuweisen, war mir unmöglich. Daß sie vorhanden sind, so gut wie in den Centrosomen des Zwei- und Vierzellen-Stadiums, wird nicht zu bezweifeln sein; wenn sie hier schon an der Grenze der Sichtbarkeit stehen, so ist es nicht zu verwundern, daß sie bei der Verkleinerung aller Verhältnisse, wie sie während der Furchung eintritt, schließlich unter unser Wahrnehmungsvermögen heruntergehen. Daraus dürfte aber zu schließen sein, daß man in kleinen Zellen, so in den meisten Gewebezellen, sowie in den Samenbildungszellen der meisten Organismen, auf einen Nachweis der Centriolen wegen ihrer Kleinheit nicht rechnen darf.

Es scheint mir hier, wie nebenbei bemerkt sein mag, einer derjenigen Fälle vorzuliegen, wo wir die Existenz von Strukturen annehmen müssen, ohne etwas davon zu sehen.

---

Was nun die Größenverhältnisse des Centrosoms und seines Centralkorns anlangt, so geht schon aus dem gewaltigen Größenwechsel, welchen ein und dasselbe Centrosom von seiner Entstehung bis zu seiner Teilung unter Umständen zu durchlaufen hat, hervor, daß bei einer Vergleichung der Centrosomengröße verschiedener Zellen nur genau entsprechende Stadien mit einander verglichen werden dürfen. Diese Forderung ist bisher meistens außer Acht gelassen worden, und der Kampf, der von gewissen Seiten gegen die Existenz großer Centrosomen geführt wird, beruht nicht allein auf einem verschiedenen Verhalten verschiedener Zellenformen und auf der Gewohnheit mancher Autoren, nur diejenigen Objekte als maßgebend anzusehen, die sie selbst studiert haben, sondern zum Teil auch darauf, daß man die Centrosomen ruhender Zellen mit jenen von Zellen in Teilung vergleichen zu dürfen glaubte.

Als diejenigen Stadien, welche wir von einer Zellenart zur anderen am sichersten vergleichen können, sind einerseits das der vollen Zellenruhe, andererseits das der fertig ausgebildeten Teilungsfigur mit den zur Aequatorialplatte angeordneten Chromosomen zu bezeichnen. Vergleicht man die Centrosomengröße verschiedener Zellen auf diesen Stadien, so wird sich ganz im groben die gleiche Regel aufstellen lassen, die auch für den Kern gilt, daß das Centrosom um so größer ist, je größer die Zelle, des es angehört. Dieser Satz gilt ganz streng für große und kleine Zellen gleicher Art vom gleichen Organismus. Ich habe in Fig. 110 und 111 (Taf. VIII) Zellen aus verschiedenen alten Embryonen von *Ascaris megalcephala* wiedergegeben und neben die bei gleicher Vergrößerung gezeichneten Eier und primären Blastomeren gestellt. Die Centrosomen dieser Zellen besitzen vielleicht  $\frac{1}{100}$  und noch weniger von dem Volumen derer des Eies, aber im Verhältnis zur Größe der Zelle entsprechen sie aufs beste denen der Eier vom gleichen Stadium. Fast möchte man dies für selbstverständlich und kaum erwähnenswert halten. Allein nachdem behauptet worden ist, daß die Centralkörperchen Gebilde seien, in deren Natur es notwendig liege, daß sie über eine gewisse Größe nicht hinausgehen, so daß sie auch in den größten Zellen ein gewisses Maß nicht übersteigen könnten, ist es nicht überflüssig, besonders auf jenen Parallelismus aufmerksam zu machen und ganz allgemein zu konstatieren, daß die Centrosomen in ihrer Größe der gleichen, zwischen sehr weiten Grenzen liegenden Variabilität unterliegen, wie die Chromosomen,

die Zellkerne, die Zellen selbst oder ein aus vielen Zellen aufgebauter Organismus.

Viel enger als die Beziehung der Centrosomengröße zur Größe der Zellen ist ihre Abhängigkeit von der Größe der Spindelfigur. Je größer die Spindel, um so größer sind die Centrosomen. Man vergleiche für die Richtigkeit dieses Satzes die Teilungsfiguren in den Eiern von *Ascaris*, von *Echinus*, von *Amphioxus* (SOBOTTA, 97), von der Forelle (BEHRENS, 2), von *Prosthoceraeus* (KLINCKOWSTRÖM, 71), von *Thalassema* (GRIFFIN, 48), in den Spermatocyten von *Ascaris* (BRAUER, 21, FÜRST, 46) und *Helix* (MURRAY, 86), in den Ovocyten von *Dialula* (MAC FARLAND, 79) und *Thysanozoon* (VAN DER STRICHT, 99), in den roten Blutkörperchen des Entenembryos (M. HEIDENHAIN, 55, 56) und viele andere. Würde man alle diese Teilungsfiguren auf die gleiche Größe bringen, so wäre die Uebereinstimmung in der Größe der Centrosomen eine höchst auffallende.

Allerdings giebt es von dieser Regel sehr weitgehende Ausnahmen. So scheinen besonders bei dem klassischen Objekt der Wirbeltier-Histologen, dem Salamander, relativ sehr kleine Centrosomen vorzukommen, was allerdings nur für die Teilungsstadien gilt. Denn die Centrosomen ruhender Salamanderzellen sind relativ ungefähr ebenso groß wie die einer *Ascaris*-Blastomere. Allein sie wachsen bei der Vorbereitung zur Kernteilung nicht, sondern werden nach den schönen und sorgfältigen Untersuchungen von MEVES (81, Taf. IV, Fig. 52—57) entschieden kleiner, so daß sie in der fertigen Spindel, falls hier nicht durch konzentrische Entfärbung künstliche Verkleinerung zu Stande gekommen ist, am kleinsten sind. Damit steht nun offenbar die andere Erscheinung in Zusammenhang, daß die neuen Radiensysteme, die sonst auf jenen Stadien, wo die Tochtercentrosomen sich von einander zu entfernen beginnen, noch sehr schwach entwickelt sind, in den Spermatocyten von *Salamandra* gerade während der Trennung der Centrosomen am mächtigsten entfaltet sind (MEVES, Taf. IV, Fig. 52—55), um dann immer mehr abzunehmen, so daß an der fertigen Spindel (Fig. 57) kaum Spuren von Polradien zu sehen sind, während in jenen Fällen, wo die Centrosomen während der Karyokinese wachsen, auf diesem Stadium oder noch später die Strahlung am mächtigsten ist. Dieses abweichende Verhalten der Strahlung in den *Salamandra*-Spermatocyten hängt aber wahrscheinlich wieder irgendwie zusammen mit der mächtigen Entfaltung der bei der Teilungsmechanik so wichtigen Centralspindel.



Und so dürften gerade solche Ausnahmen das Vorhandensein gewisser allgemein gültiger Abhängigkeitsverhältnisse für die Größe der Centrosomen nahe legen.

Bezüglich der Größe der Centriolen glaube ich behaupten zu dürfen, daß sie einigermaßen der Größe der Centrosomen parallel geht. Die Centriolen des Seeigel-Eies und der Ovocyten von *Dialula* sind, wie die Centrosomen dieser Zellen, erheblich größer als die entsprechenden Gebilde des *Ascaris*-Eies. Bei derartigen Vergleichen muß aber immer berücksichtigt werden, daß bei der Darstellung der Centriolen mittelst Eisenhämatoxylin durch konzentrische Entfärbung künstliche Verkleinerung bis zu Pünktchen, die gerade noch wahrnehmbar sind, hervorgerufen werden kann, so daß es nicht statthaft ist, ein beliebig weit ausgezogenes Präparat als Grundlage für Angaben über die Größe der Centriolen zu wählen.

Eine sehr allgemeine Eigenschaft der Centrosomen scheint ihr rhythmischer Größenwechsel zu sein: daß sie anwachsen und wieder klein werden, welcher letzterer Prozeß bereits mit der Teilung Hand in Hand gehen kann. Mäßig ist dieser Wechsel in den Spermatocyten von *Ascaris*, viel ausgeprägter im *Ascaris*-Ei, sehr stark im Seeigel-Ei; denn man kann nicht umhin, den großen ellipsoiden Körper, wie er in den Figg. 58 und 62 (Taf. V) vorliegt, als Centrosoma zu bezeichnen.

Dieses Wachstum der Centrosomen geht ganz kontinuierlich vor sich und geschieht sicher nicht durch Apposition, sondern ist, wie die damit einhergehenden Veränderungen in der Reaktion des ganzen Körpers beweisen, ein intussuceptionelles, das sich einer weiteren Analyse ebenso entzieht, wie das Wachstum einer Zelle. Auffallender als das Heranwachsen dürfte vielleicht die Verkleinerung erscheinen, obgleich es auch dafür nicht an Analogien fehlt. Ich führe die merkwürdige Verkleinerung an, die RÜCKERT (92) an den Chromosomen im Keimbläschen des Hai-fisch-Eies entdeckt hat.

Merkwürdigerweise fällt die größte Anschwellung des Centrosoms nicht überall mit der gleichen Phase des mitotischen Prozesses zusammen. Im *Ascaris*-Ei und ebenso in den Spermatocyten dieses Wurmes sind die Centrosomen vor voller Ausbildung der Teilungsfigur am größten, im Seeigel-Ei vergrößern sie sich kontinuierlich während der Bewegung der Tochterplatten, ähnlich verhält es sich in den Ovocyten von *Dialula* und, wie es scheint,

in vielen anderen Fällen; in den Spermatocyten von Salamandra nehmen sie nach MEYES, wie oben bereits erwähnt, schon während ihrer Entfernung von einander an Größe ab.

Es wird unten eingehend zu betrachten sein, von wie großem Einfluß diese Verschiedenheiten auf die Art der Centrosomen-Teilung sind; hier sei nur erwähnt, daß das gewaltige Anwachsen des Centrosoms, wie es z. B. im Seeigel-Ei stattfindet, nicht zu einer entsprechend kontinuierlichen Verkleinerung führt, sondern zu einer ganz plötzlichen. Während bei *Ascaris* das Centrosom ganz allmählich an Größe abnimmt, ohne daß man für gewöhnlich eine Abstoßung geformter Teile wahrnehmen kann, stößt das Centrosom des Seeigel-Eies, nachdem es seine volle Größe erreicht hat, den größten Teil seiner Substanz fast plötzlich ab, und, ähnlich wie aus einer Algen-Zelle sich ein kleiner lebender Teil herauszieht und fortan die „Zelle“ repräsentiert, so bleibt als „Centrosom“ nur ein Teil zurück, alles andere mischt sich mit dem umgebenden „Protoplasma“. Ganz entsprechend wird bei *Dialula* der größte Teil des riesig herangewachsenen Centrosoms als Centralspindel abgeworfen, nur ein kleiner Teil bleibt übrig in Gestalt der Tochter-centrosomen.

---

## Kapitel II.

### Teilung der Centrosomen.

Die Teilung des Centrosoms wird eingeleitet und in manchen Fällen lange vorbereitet durch die Teilung des Centriols in zwei Tochtercentriolen. Von diesem Prozeß ist bei der Kleinheit der Verhältnisse nichts Näheres zu ermitteln; oft wird es unmöglich sein, zu entscheiden, ob noch ein gestrecktes einfaches oder bereits zwei Centriolen vorliegen. Im übrigen aber lassen sich so kontinuierlich, entsprechend den Phasen der Kernmetamorphose, alle Stadien von einem einfachen kugeligen zu einem gestreckten und dann doppelten Centriol verfolgen, daß die Zweiteilung selbst unzweifelhaft ist. Ohne jede Ausnahme fand ich in den von mir untersuchten Objekten nach der Teilung zwei Centriolen, niemals mehr. Die beiden Schwestercentriolen zeigen fast immer gleiche Größe; doch kommt es vor, daß sie deutlich ungleich erscheinen. Berücksichtigt man aber die Eigenschaften der Eisen-

hämatoxylin-Färbung, so wird man daraus noch nicht ohne weiteres schließen dürfen, daß sie wirklich verschieden groß sind.

Sind die Schwestercentriolen weiter von einander entfernt, so kann man an manchen Objekten eine deutliche Brücke zwischen ihnen wahrnehmen. Ob dies eine bei der Teilung nachbleibende Verbindung oder eine sekundäre Differenzierung ist, dürfte, wie schon MAC FARLAND hervorhob, sehr schwer zu entscheiden sein. Für das Seeigel-Ei möchte ich aber doch das letztere annehmen, Denn ich habe diese Brücke auf Stadien, wo die Centriolen bereits weit genug von einander abstehen, um die Erkennung einer Verbindungsbrücke zu ermöglichen, nicht gefunden, während sie später sehr deutlich wird.

Ist die Teilung des Centriols, soweit wir beobachten können, in allen Objekten wesentlich der gleiche Vorgang, so verläuft die Teilung des Centrosoms selbst unter verschiedenen Modifikationen. Diese Verschiedenheiten hängen vor allem davon ab, ob sich das Centrosom im Zustand seines größten Volumens oder erst nachdem es sich wieder verkleinert hat, zur Teilung anschickt. Im letzteren Falle, der durch die Spermatoocyten und Furchungszellen von *Ascaris* repräsentiert wird und der wahrscheinlich für alle Zellen mit langer Ruhe zwischen zwei Teilungen typisch ist, verläuft die Teilung sehr einfach, besonders einfach in den Spermatoocyten von *Ascaris*. Hier streckt sich das Centrosom in der Richtung der Verbindungslinie der beiden Centriolen in die Länge, und um jedes Centriol schnürt sich die Hälfte des Centroplasmas ab. Die Substanz des Muttercentrosoms scheint ganz oder fast ganz in die beiden Tochtercentrosomen aufzugehen, die sich alsbald zu Kugeln abrunden und nun wieder von neuem heranwachsen.

Falls in den Blastomeren von *Ascaris* nicht jene oben als unwahrscheinlich bezeichnete Eventualität verwirklicht ist, daß die neuen Centrosomen aus den beiden Centriolen des Muttercentrosoms durch Wachstum hervorgehen, so stimmt die Centrosomenteilung mit der in den Spermatoocyten in der Hauptsache überein. Der einzige Unterschied ist der, daß die Centrosomen, die bei der Teilung noch viel kleiner sind als die der Spermatoocyten, sich nicht alsbald vollständig von einander abschnüren, sondern daß eine äquatoriale Zone zu einem Stiele auswächst, der nach einiger Zeit verschwindet. Hat ERLANGER recht, daß dieser Stiel in der Mitte reißt und in die Tochtercentrosomen eingezogen wird, so geht auch hier das verkleinerte Muttercentrosom völlig in den Tochtercentrosomen auf; degeneriert der Stiel in loco, wie ich es



für wahrscheinlicher halte, so hätten wir schon hier ganz deutlich ausgeprägt jene Abstoßung von Substanz bei der Centrosomenteilung, die in anderen Fällen zu so großer Bedeutung gelangt. (Textfigur A, Reihe I, S. 102.)

Wesentlich anders nun gestalten sich die Verhältnisse, wenn das Centrosoma sich in einem Stadium zur Teilung anschickt, wo es sein größtes Volumen besitzt und wo dann Verkleinerung und Teilung in einander greifen.

Einer der lehrreichsten Fälle dieser Art ist der von MAC FARLAND bei *Dialula* festgestellte. Das Centrosom wächst zu einem großen, spindelförmigen Körper heran, in dessen halbkugelig vorgewölbte Enden die Centriolen zu liegen kommen; um jedes Centriol differenziert sich ein homogener, offenbar besonders dichter Teil des wachsenden Muttercentrosoms, der mittlere Teil wird faserig (Centralspindel); er entspricht einigermaßen dem Verbindungsstiel des sich teilenden Centrosoms im *Ascaris*-Ei, nur daß er viel mächtiger ist. Dieser weitaus größte Teil des riesig gewachsenen Muttercentrosoms geht später im Protoplasma unter, die dichten Endknöpfe, die sich allmählich abrunden, repräsentieren die Tochtercentrosomen<sup>1)</sup>. (Textfigur A, Reihe IV.)

Einen anderen Typus zeigt das Seeigel-Ei. Wie in den Oocyten von *Dialula*, so wird auch hier, nachdem das Centriol durch seine Spaltung die Teilung vorbereitet hat, das Centrosom nicht kleiner, sondern es nimmt noch sehr bedeutend an Volumen zu. Diese Vergrößerung entspricht offenbar dem kolossalen Wachstum, welches das *Dialula*-Centrosom in seinem Uebergange zur Spindel erleidet. Nur geht in diesem letzteren Falle mit der Vergrößerung und Streckung Hand in Hand die Auseinanderbewegung der Tochtercentriolen nach den beiden Enden und damit die Entstehung zweier von Anfang an weit von einander entfernter Tochtercentrosomen, während bei *Echinus* auf dem entsprechenden Stadium die Tochtercentriolen noch mehr central liegen. Damit hängt es ohne Zweifel zusammen, daß sich nicht gleich 2 völlig selbständige Tochtercentrosomen differenzieren, sondern eine zuerst sehr verschwommene, allmählich sich konzentrierende biscuitförmige Verdichtung als zunächst gemeinsame Anlage der Tochter-

1) Sollte die Centralspindel in den Zellen des Salamanders durch Wachstum aus einer bei der Centrosomenteilung bleibenden Verbindungsbrücke hervorgehen, so wären die Verhältnisse wohl ebenso zu beurteilen, wie bei *Dialula*.

centrosomen entsteht<sup>1)</sup>. (Textfigur A, Reihe III.) Die wesentliche Uebereinstimmung beider Typen besteht darin, daß hier wie dort die Hauptmasse des großen Centrosoms ausgeschieden wird; was bei *Dialula* als Centralspindel abgestoßen wird, geht bei *Echinus* als peripherer Hof verloren. Und ähnlich wie dort dieser der Auflösung bestimmte Teil als Centralspindel faserig wird, so nimmt auch der abgestoßene Teil des Seeigel-Centrosoms fädige Struktur an, indem seine Substanz zur Anlage der neuen Sphären Verwendung findet.

Daß zwischen diesen beiden Modi kein prinzipieller Unterschied besteht, lehren, abgesehen von manchen typischen Bildern, gewisse Abnormitäten, welche im Seeigel-Ei dann auftreten, wenn das Centrosom sich sehr frühzeitig teilt, d. h. wenn die Centriolen schon während der Aufquellung des Centrosoms an entgegengesetzte Enden gerückt sind. Zwei Fälle dieser Art, im Stadium etwas verschieden, sind in Fig. 38 und 39 (Taf. III) abgebildet. Die Uebereinstimmung mit *Dialula* ist ganz frappant. Fig. 38 zeigt das Stadium der aus dem aufgequollenen Centrosom differenzierten Platte bei polarer Ansicht und entspricht ungefähr den typischen Stadien der Fig. 43 u. 44 (Taf. IV). Die Centriolen sind nicht nachweisbar, liegen aber ohne Zweifel in den beiden äußerst zarten Endverdichtungen, zwischen denen sich der mittlere Teil der Platte als ein faseriger Komplex erstreckt. Die Endanschwellungen zeigen sich bereits als neue Strahlencentren. Wie nun das normaler Weise entstehende biscuitförmige Doppelcentrosom sich zusammenzieht und verdichtet, so geschieht es auch in unserem abnormen Falle mit den an den Enden der Spindel sich ausbildenden Tochtercentrosomen, und so ist das Bild der Fig. 39 zu erklären, in dem nun auch die Centriolen und zwar in jedem Centrosom bereits zwei nachweisbar sind. Diese Zustände sind so eng mit dem normalen Verlauf verwandt und stimmen andererseits so sehr mit den Verhältnissen von *Dialula* überein, daß sie die nahe Beziehung dieser beiden Typen aufs klarste illustrieren.

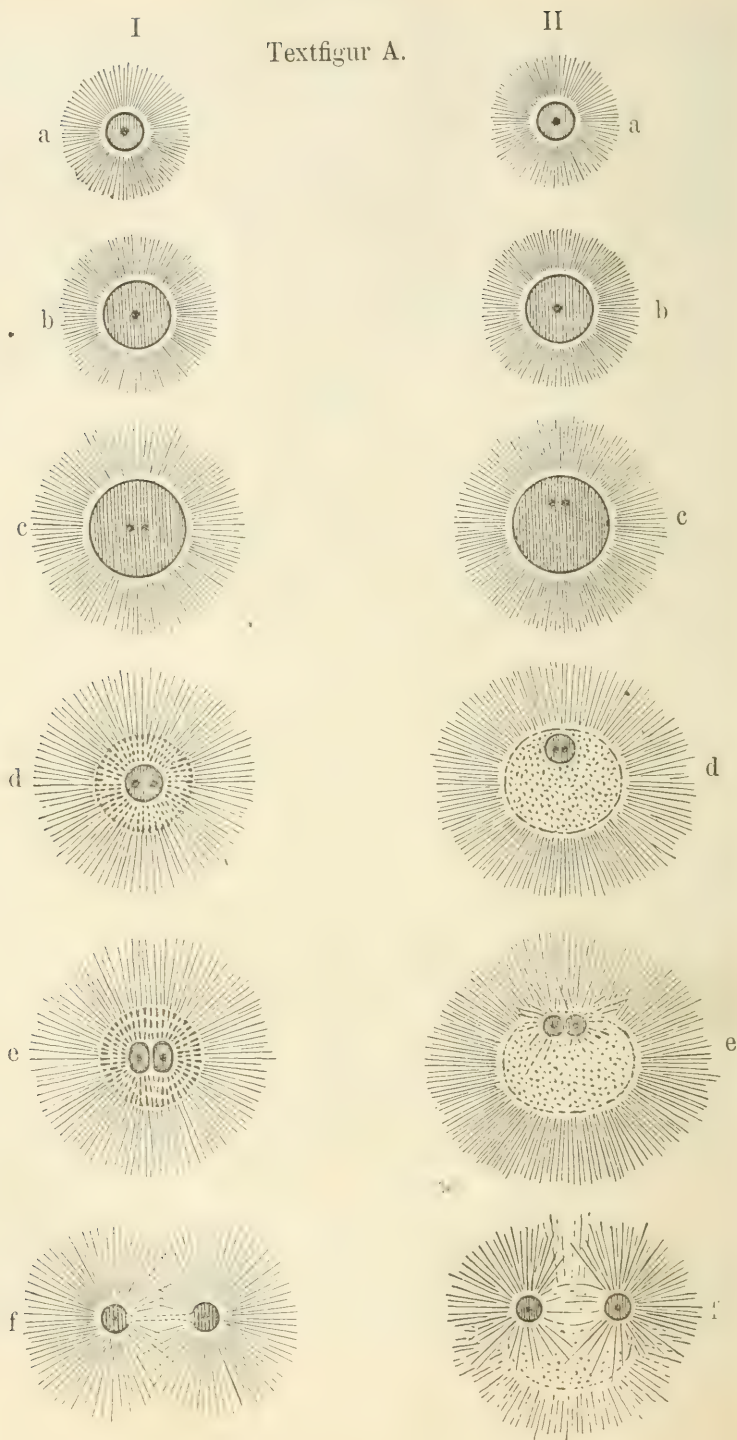
Die Differenzierung aus einem gewaltig angewachsenen Muttercentrosom, wie sie in diesen Fällen vorliegt und bei *Dialula* sofort zu 2 völlig getrennten, bei *Echinus* normalerweise zu 2 hantelförmig verknüpften Tochtercentrosomen führt, vollzieht sich nun

1) Die eigentümliche Abplattung dieser Verdichtung hat offenbar nichts mit der Centrosomteilung zu thun, sondern steht wohl, wie die ganz entsprechende Abplattung im *Ascaris*-Ei, mit der Mechanik der Karyokinese in Zusammenhang.

offenbar bei manchen Objekten bereits auf einem Stadium, wo das Centriol noch ungeteilt ist oder die Schwestercentriolen noch ganz dicht nebeneinander liegen, und führt so in dem noch deutlich begrenzten Centroplasma zur Bildung eines einfachen reduzierten Centrosoms, das sich dann erst teilt. Dieser Typus ist mir aus eigener Erfahrung nicht bekannt, und ich muß mich daher hier ausschließlich auf die Litteratur stützen, wobei meine Deutung der beschriebenen Befunde an manchen Punkten von derjenigen der Autoren etwas abweicht. Es liegen schon in der älteren Litteratur Angaben vor, die sich, wie mir scheint, auf einen derartigen Modus der Teilung beziehen. Ich nenne hiervon die wegen ihrer scheinbaren Isoliertheit und Komplikation bis in die neueste Zeit fast unbeachtet gebliebenen Verhältnisse, die VEJDOVSKÝ (100) in seinen vorzüglichen Untersuchungen am Ei von Rhynchelmis konstatiert und neuerdings, gemeinsam mit MRÁZEK (101) in verschiedener Beziehung ergänzt hat. Auch bei der Forelle dürften nach den Angaben von HENNEGUY (58) wohl ähnliche Verhältnisse bestehen. Endlich rechne ich hierher den Teilungsmodus, den GRIFFIN (48) im Ei der Gephyree *Thalassema* festgestellt hat. Da dieser Forscher die vollständigste Serie von Stadien gegeben hat, lege ich den folgenden Betrachtungen seine Darstellung zu Grunde. GRIFFIN beurteilt den Fall allerdings etwas anders als ich, d. h. er legt auf die Eigentümlichkeiten, die ich gerade als die bedeutsamsten ansehe, kein besonderes Gewicht. Ich halte mich also hauptsächlich an seine Zeichnungen, von denen die wichtigsten auch in WILSON's meisterhaftem Handbuch (106) reproduziert sind. Bezüglich meiner Deutung verweise ich auf meine schematischen Figuren (Textfigur A, Reihe II, S. 102). Was GRIFFIN als Centrosom bezeichnet, ist, wie er selbst bei Besprechung meiner Terminologie hervorhebt, das Centriol, seine Centrosphäre das Centrosom. Nach seinen Angaben nun wäre zunächst ein nacktes Centriol vorhanden, auf welches direkt die Radien konvergieren und welches sich erst allmählich mit einer nicht strahlig gebauten Kugel umgiebt. Es scheint mir kaum zweifelhaft, daß es sich hier um Verhältnisse handelt, wie ich sie im Seeigel-Ei gefunden habe, wo auch bei gewisser Konservierung das Centrosom selbst kurz nach der Teilung so äußerst unscheinbar ist, daß man wohl glauben könnte, das Centriol sei direkt das Strahlencentrum. Ich glaube also als sicher annehmen zu können, daß schon der in GRIFFIN's Fig. 10 und 11 sichtbare „helle Hof“ das Centrosom repräsentiert, welches in Fig. 12 gewachsen und



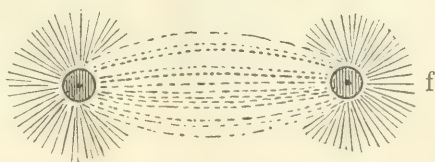
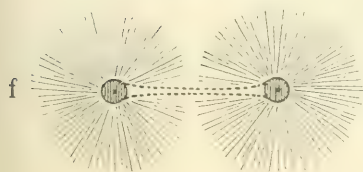
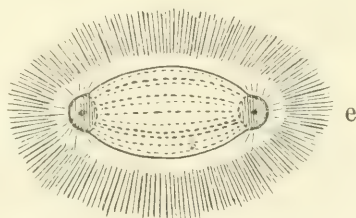
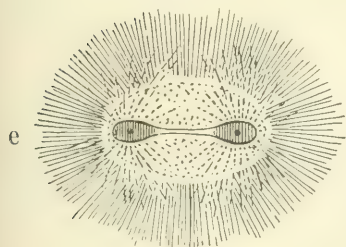
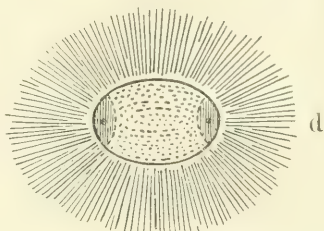
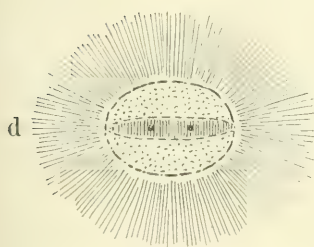
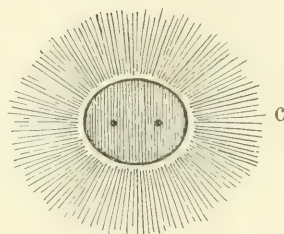
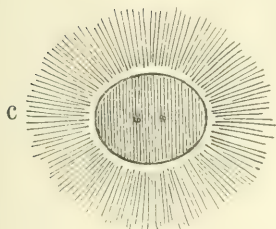
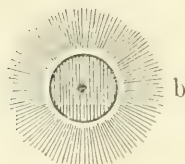
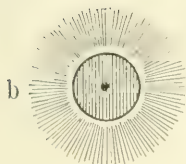
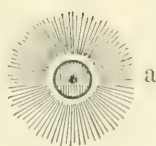
Textfigur A.



III

IV

Textfigur A.



in Fig. 13 zu einer sehr großen Kugel geworden ist, so daß die Verhältnisse bis hierher vollkommen denen im *Ascaris*-Ei entsprechen würden. In diesem großen Centrosom rückt nun (GRIFFIN, S. 170) das sich verdoppelnde Centriol nach außen (Textfigur A, II c) und im Umkreise dieser beiden Körnchen differenziert sich ein kleiner, kugelig Körper (Fig. A, II d), eine Erscheinung, deren Uebereinstimmung mit den Vorgängen bei *Dialula* und *Echinus* (III d und IV d) ohne weiteres klar ist. Wie dort, bleibt das alte große Centrosom noch eine Zeit lang Strahlencentrum; bei der Teilung des reduzierten Muttercentrosoms (II e und f) bilden sich allmählich die neuen Sphären, zum Teil aus dem zerfallenden abgestoßenen Centroplasma<sup>1)</sup>.

Dieser Fall, so eigenartig er zunächst vielleicht aussieht, führt doch wieder zurück auf den *Ascaris*-Typus (Fig. A, Reihe I). Der Unterschied ist nur der, daß sich bei *Ascaris* das Muttercentrosom allmählich verkleinert, d. h. den größten Teil seiner Substanz unmerkbar abgibt, so daß er sofort in der Umgebung verschwinden kann, wogegen bei *Thalassema* diese Reduktion plötzlich geschieht, indem sich der Bereich, der übrig bleiben soll, zu einer Zeit abgrenzt, wo das ursprüngliche Centrosom als Strahlencentrum noch längere Zeit erhalten bleibt. Auf der anderen Seite ist auch der Anschluß an *Echinus* ein sehr enger, wie die Schemata der Fig. A, Reihe III) unmittelbar lehren<sup>2)</sup>. Endlich bietet der Teilungstypus im *Thalassema*-Ei in der Art, wie sich die Tochtercentrosomen an der Peripherie des großen Muttercentrosoms differenzieren, eine gewisse Beziehung zu *Dialula* (Fig. A, Reihe IV) dar. In beiden Fällen fassen die Tochtercentrosomen das abgestoßene Centroplasma zwischen sich, und es bildet sich unter ihrem Einfluß aus dieser Substanz ein zwischen beiden ausgespanntes, spindelförmiges Fasersystem, hinsichtlich dessen allerdings keine volle Vergleichbarkeit besteht, worauf ich unten nochmals zurückkomme.

1) Hiermit fast identische Verhältnisse sind in der soeben erschienenen schönen Arbeit von W. R. COE (30) für das Ei der Nemertine *Cerebratulus* beschrieben. Auch hier finden sich die Centriolen, ehe sie auseinanderrücken, von einem kleinen kugeligen Körper umgeben, dem reduzierten Centrosom (Coe's Fig. 36), welches sich dann teilt (Fig. 38).

2) Nach gewissen Litteraturangaben wäre es sogar denkbar, daß es Seeigel-Eier giebt, bei denen das reduzierte Centrosom nicht direkt als Platte, sondern als eine central gelegene kleine Kugel entsteht.



Echinus umgekehrt, obgleich in der Hauptsache zwischen Thalassema und Dialula einzureihen, zeigt wieder gewisse Anschlüsse an Ascaris, indem die Konzentration des hantelförmigen Doppelcentrosoms sich in der Längsachse des alten Centrosoms, nicht excentrisch vollzieht, so daß das abgestoßene Centroplasma gleichmäßig nach außen zu liegen kommt (vgl. Reihe I und III d).

Schon oben habe ich bemerkt, daß meiner Meinung nach unter den durch das Thalassema-Ei repräsentierten Typus auch des Rhynchelmis-Ei fällt; jedoch bestehen hier gewisse Modifikationen, auf die ich noch etwas näher eingehen will. Ich muß vorausschicken, daß es mir nicht für alle Abbildungen der großen Abhandlung VEJDOVSKÝ's (100) völlig klar ist, wie dieselben auf einander zu beziehen sind, und daß ich wieder manches von dem, was VEJDOVSKÝ und MRÁZEK (101) neuerdings beschrieben und abgebildet haben, mit den früheren Befunden nicht recht zu vereinigen weiß. Sicher aber scheint mir zu sein, daß wir es im Rhynchelmis-Ei mit einem riesig anwachsenden Centrosom [VEJDOVSKÝ's Periplast<sup>1)</sup>] zu thun haben, in welchem sich um das (noch einfache?) central gelegene Centriol ein reduziertes Centrosom differenziert, welches alsbald zum Centrum eines neuen kleinen Radiensystems wird. VEJDOVSKÝ und MRÁZEK geben zwar an, daß sich die Strahlen direct an das Centriol (von ihnen Centrosom genannt) ansetzen. Allein wenn man ihre Bemerkung berücksichtigt, daß wohl infolge der Strahlenbildung das früher kaum sichtbare Korn von jetzt an viel größer ist, dürfte die Annahme gerechtfertigt sein, daß dieses bedeutend größere Körnchen das Centriol + Hülle, d. h. ein Centrosom in meinem Sinne ist.

Das Eigentümliche an diesem Objekt nun ist dieses, daß das reduzierte Centrosom, schon vor seiner Teilung, in dem peripheren Centroplasma, von dem es umgeben wird, eine kleine Astrophäre hervorruft, während dieses Centroplasma selbst als ein deutlich begrenztes und in seiner weitaus größeren peripheren Ausdehnung nicht radiär strukturiertes Areal seinerseits noch das Centrum einer mächtigen Astrosphäre darstellt, so daß hier also zwei Sphären — VEJDOVSKÝ spricht ganz zutreffend von „endogener“ Entstehung — in einander geschaltet sind. So abweichend die Bilder, die auf diese Weise zu Stande kommen, aussehen, so ist doch, genauer betrachtet, der Unterschied gegenüber den Ver-

---

1) Ob alles, was VEJDOVSKÝ Periplast nennt, dem Centrosom (Centroplasma) gleichzusetzen ist, möchte ich unentschieden lassen.

hältnissen im *Ascaris*-Ei gar kein so sehr großer. Denn auch hier ist ja das noch einfache verkleinerte Centrosom stets der Mittelpunkt der Radian, die sich ihm unmittelbar anfügen und die offenbar aus dem abgestoßenem Centroplasma gebildet sind. Die Differenz besteht nur darin, daß bei *Ascaris* die während der Reduktion sich differenzierenden neuen Radian einfach als die innere Fortsetzung der alten erscheinen, wogegen bei *Rhynchelmis* das periphere Centroplasma noch lange Zeit seine Selbständigkeit und seine Abgrenzung bewahrt und sich so seinerseits als ein Strahlencentrum darstellt.

Würde sich somit das *Rhynchelmis*-Ei sehr nahe den oben aufgestellten Typen anschließen, so ist nun noch ein Punkt zu erwähnen, der vielleicht eine Besonderheit darstellt. Schon in seiner ersten Abhandlung hat VEJDOVSKÝ in einigen Fällen, so in Fig. 5 und 6 (Taf. VII), in dem einen der beiden vor kurzem gebildeten Tochtercentrosomen noch ein kleineres Körperchen abgebildet, das seinerseits eine kleine Astrosphäre um sich hat. Für ein Centriol wäre dieses Gebilde viel zu groß. Was aus ihm wird, darüber lehren die Abbildungen der folgenden Stadien nichts; in Fig. 3, 7 und 8 (Taf. VII) ist von dem Gebilde nichts zu sehen. So möchte man an Zufälligkeiten einiger Präparate denken, um so mehr als VEJDOVSKÝ dieses Innenkörperchen nur immer in dem einen der beiden Schwestercentrosomen gefunden zu haben scheint; allein die neue Mitteilung enthält eine Abbildung, die etwas ganz Aehnliches darstellt. In dem noch ungeteilten reduzierten Centrosom der Fig. 5 sind abermals zwei winzige Astrosphären gezeichnet. Aber auch hier ist nicht ganz klar, was aus diesen Bildungen wird. Immerhin ist es denkbar, daß es sich um eine merkwürdige Anticipation handelt, der Art, daß sich in dem Centrosom, ehe es sich von seinem Schwestercentrosom abschnürt, also ehe es die ihm zufallende Rolle zu spielen beginnt, schon wieder als centrale Differenzierung ein neues reduziertes Centrosom ausbildet, dasjenige, welches später durch seine Teilung die Pole für die übernächste Mitose zu liefern hat. Ist diese Interpretation richtig, so wäre im *Rhynchelmis*-Ei ein besonderer und jedenfalls der am meisten spezialisierte Typus eines Cytocentren-Kreislaufes gegeben. Wie dem aber auch sein mag, jedenfalls verdient hervorgehoben zu werden, daß VEJDOVSKÝ schon 1887/88 einen sehr komplizierten und deshalb lange Zeit unverstanden und unbeachtet gebliebenen Modus der Centrosomenteilung im wesentlichen richtig beschrieben hat.

---

Sucht man aus dem Gesagten das allgemein Giltige der Centrosomenteilung zu abstrahieren, so wird sich etwa folgendes sagen lassen.

Die Centren für die Entstehung der beiden Tochtercentrosomen sind allem Anschein nach gegeben in den Centriolen, in der Weise, daß da, wo ein Tochtercentriol liegt, sich schließlich ein neues Centrosom bildet. Falls also ein Centrosom sich simultan in drei Stücke teilt zur Bildung einer dreipoligen Teilungsfigur, so wird man annehmen müssen, daß in dem Muttercentrosom drei Centriolen vorhanden waren. Ueber die dynamischen Beziehungen hierbei etwas auszusagen, ist natürlich unmöglich, besonders da wir bei der Kleinheit der Verhältnisse gar nicht wissen können, ob wir überhaupt das Wesentliche sehen. Es sei nur daran erinnert, daß man früher mit Unrecht die Zellkerne als Bildungscentren für die Tochterzellen betrachtete, weil sie eben das Einzige waren, was man als centrale Differenzierung der Zellen wahrnehmen konnte.

In manchen Zellen wird die zufällige, wenigstens in Rücksicht auf die alte Teilungsachse völlig variable Lagerung, welche die Tochtercentriolen bei ihrer Entstehung gewinnen, beibehalten, und so ist die hierdurch bestimmte Anfangsstellung der Tochtercentrosomen gleichfalls vollkommen variabel. Dies ist der Fall bei *Ascaris*. In anderen Zellen, so im Seeigel-Ei, werden die anfänglich ganz beliebig gestellten Tochtercentriolen in eine bestimmte Lage gebracht, ehe die Differenzierung in zwei neue Centrosomen beginnt, und so haben diese dann von Anfang an eine bestimmte Stellung in der Zelle.

Ich möchte auf Grund dieser Thatsachen die Rolle des Centriols im Centrosom mit derjenigen vergleichen, die das Centrosom seinerseits in der Zelle spielt. Die Durchschnürung der Zellsubstanz richtet sich nach der Stellung der Centrosomen, ist also direkt von ihr abhängig. Allein das Protoplasma hat unter Umständen die Fähigkeit, die Stellung der Centrosomen zu bestimmen, und seine Teilungsrichtung ist also indirekt doch durch seine eigene Konstitution bestimmt. Ein ähnliches Verhältnis scheint zwischen Centrosom und Centriol zu bestehen.

Was nun den verschiedenen Verlauf des Teilungsvorgangs anlangt, so ist dieser bedingt durch das Ineinandergreifen zweier Vorgänge. Erstens, das Muttercentrosom teilt sich unter dem Einfluß der beiden Tochtercentriolen in zwei Hälften; zweitens, dasselbe ist während seiner Thätigkeit unter Umständen riesig



angewachsen und kehrt wieder zu seiner ursprünglichen Größe zurück. Je nach dem verschiedenen Zusammentreffen dieser beiden Vorgänge und je nach der verschiedenen Raschheit, mit der sie verlaufen, treten die oben beschriebenen auffallenden Unterschiede auf, für die sich vorläufig folgende Regeln aufstellen lassen:

1) Tritt die Rückkehr des Centrosoms zu seinem kleinsten Volumen ein, so lange nur ein Centriol vorhanden ist oder die Schwestercentriolen dicht beisammen liegen, so entsteht ein einfaches, kugeliges, verkleinertes Centrosom — reduziertes Muttercentrosom (*Ascaris*, *Thalassema*, Fig. A, Reihe I und II d). Sind die Centriolen beim Eintritt dieses Reduktionsprozesses bereits weiter entfernt, so ist das reduzierte Muttercentrosom in dieser Richtung gestreckt und geht alsbald in ein hantelförmiges Doppelcentrosom über (*Echinus*, Fig. A, Reihe III d und e). Sind die Centriolen beim Eintritt des Reduktionsprozesses sehr weit von einander entfernt, so entstehen direkt 2 selbständige Tochtercentrosomen (*Dialula*, Fig. A, Reihe IV d).

2) Tritt die Reduktion sehr langsam ein, so mischt sich das abgestoßene Centroplasma sofort mit der Umgebung und schließt sich wahrscheinlich den Radien der Astrosphäre an, so daß man das allmählich kleiner werdende Centrosom stets als Mittelpunkt einer unter Umständen bis an seine Oberfläche zu verfolgenden radiären Struktur antrifft (*Ascaris*, Fig. A, Reihe I d, e). Tritt die Differenzierung des reduzierten Muttercentrosoms dagegen plötzlich ein, so besteht neben dem, bezw. den beiden reduzierten Centrosomen das alte noch eine Zeit lang fort, und es tritt eine gewisse Konkurrenz zwischen beiden ein, indem das alte noch ein Radiencentrum darstellt, während allmählich das reduzierte Centrosom oder die beiden Tochtercentrosomen bereits als solche in Tätigkeit treten. So kommt es hier zu der merkwürdigen Durchkreuzung des alten und der neuen Systeme, wie sie besonders bei *Echinus* und *Thalassema* deutlich ist, bis schließlich mit dem Untergang des abgestoßenen Centroplasmas die alten Radien gleichfalls verschwinden.

3) In allen Fällen scheint das abgestoßene Centroplasma unter dem Einfluß des reduzierten Centrosoms oder der Tochtercentrosomen zu fädiger Differenzierung befähigt zu sein, welche in ihrer Anordnung verschieden ausfällt je nach der Lage des abgestoßenen Teiles zu dem reduzierten Muttercentrosom, bezw. den beiden Tochtercentrosomen. Hier läßt sich allgemein, wenn auch nicht völlig streng, sagen: es entstehen fädige Gebilde in der

Richtung der Kraftlinien, wie sie einander anziehenden Polen entsprechen <sup>1)</sup>. Liegt also der abgestoßene Teil im Umkreis des noch einfachen reduzierten Centrosoms, so entsteht eine monocentrische Radiärstruktur (*Ascaris*, *Rhynchelmis*); bilden sich direkt zwei kleine Tochtercentrosomen, so gewinnt das abgestoßene Centroplasma eine dicentrische Faserstruktur (*Echinus*).

Bei der Mehrzahl der beschriebenen Typen kann man im strengen Sinne des Wortes von einer Teilung des Centrosoms reden, und wenn jemand sagen wollte, daß das „eigentlich Teilungsfähige“ das Centriol sei, so wäre zu erwidern, daß, so gut die Zellteilung immer eine Teilung bleibt, wenn sie auch als abhängig von gewissen in ihr gelegenen Organen erkannt ist, ebenso auch die Verdoppelung der Centrosomen mit Fug und Recht als eine Zweiteilung bezeichnet wird <sup>2)</sup>. Selbst bei dem durch *Dialula* repräsentierten Typus wird gegen die Bezeichnung „Teilung“ kaum eine Einwendung zu erheben sein.

Immerhin ist es bemerkenswert, daß der Teilungsvorgang an kleinen Centrosomen viel klarer ist als an jenen, die sich als mächtig angeschwollene Gebilde zur Teilung anschicken. Diese letzteren bereiten uns hierin eine ähnliche Enttäuschung, wie die großen, dotterreichen Eizellen, mit denen sie überhaupt eine gewisse Uebereinstimmung darbieten. Wie wir bei diesen mit Nährstoffen überladenen Eiern von einer partiellen Furchung sprechen, so dürfte auch für manche Centrosomen der Ausdruck: partielle Teilung nicht unangebracht sein. Denn ganz ähnlich, wie die große, dotterreiche Eizelle bei Beginn der Entwicklung die Dottermassen plötzlich oder mehr allmählich eliminiert, so stoßen auch die großen Centrosomen bei ihrer Teilung den größten Teil ihrer Substanz ab. Es macht den Eindruck, als wenn von dem Plasma der so stark aufgequollenen Centrosomen nur ein kleiner Teil „aktive“ Substanz repräsentiere, eben derjenige, der sich um die beiden Centriolen zusammenzieht und abgrenzt und dadurch die Teilung bewirkt. So legt gerade diese Vergleichung den Gedanken nahe, daß das riesige Wachstum der Centrosomen auf der

1) Warum der Vergleich der karyokinetischen Strahlungen mit den magnetischen Kraftlinien nur ein ganz oberflächlicher ist, habe ich schon 1888 (13, S. 183) an den Erscheinungen bei den mehrpoligen Figuren dargelegt.

2) Im übrigen können wir nicht wissen, ob nicht auch in den Centriolen noch kleinere Centralgebilde vorhanden sind.

Einlagerung einer mehr passiven Füllmasse, eines Centrodeutoplasma, wenn ich so sagen darf, beruht, aus dem sich vor oder bei der Teilung das Centroprotoplasma absondert.

---

Ich möchte an dieser Stelle die große Uebereinstimmung hervorheben, in welcher die vorgetragene Auffassung mit derjenigen steht, die R. HERTWIG in seiner Abhandlung über die Fortpflanzungsverhältnisse von *Actinosphaerium* (65) ausgesprochen hat, eine Uebereinstimmung, die mir um so wichtiger zu sein scheint, als die Objekte, aus denen sich unsere Ergebnisse ableiten, sehr verschiedene sind. Die Erfahrungen R. HERTWIG's beziehen sich vor allem auf Protozoen, speciell *Actinosphaerium*, sodann auf jene merkwürdigen Veränderungen, zu denen der Eikern im unbefruchteten Seeigel-Ei durch gewisse Reize angeregt werden kann. Wie die Anschauungen, die R. HERTWIG in seiner letzten Arbeit über die Centrosomen geäußert hat, sich sehr eng an meine früher mitgeteilte Auffassung anschließen, so bestätigen hinwiederum meine neueren Erfahrungen viele seiner zuletzt entwickelten Vorstellungen. Besonders nahe begegnen wir uns in der Betonung des rhythmischen Größenwechsels der Centrosomen, wobei R. HERTWIG zu dem gleichen Ergebnis einer auf der Höhe der Entfaltung eintretenden Reduktion kommt, die ich bei gewissen Typen realisiert finde. Der für *Actinosphaerium* aufgestellte Satz (S. 75): „Aus alledem geht hervor, daß sich das Centrosom nicht auf dem Zustande seiner größten Massenentwicklung teilt, sondern im reduzierten Zustande“, könnte ebenso gut für das *Ascaris*- oder für das Seeigel-Ei gesagt sein. Allerdings besteht hierbei insofern ein Unterschied, als nach R. HERTWIG bei dieser Reduktion nur 2 Centriolen übrig bleiben sollen, die durch Wachstum die neuen Centrosomen liefern, während nach meinen Untersuchungen um jedes Centriol ein Teil des Centroplasmas bestehen bleibt, der die Anlage des neuen Centrosoms darstellt. Daß dies für die oben beschriebenen Objekte, besonders für die *Ascaris*-Spermatocyten, die Ovocyten von *Dialula* und die *Echinus*-Eier so ist, scheint mir nicht anfechtbar zu sein. Hieraus abzuleiten, daß es überall so sein müsse, dazu berechtigen uns unsere Kenntnisse über die Funktionen der einzelnen Teile nicht. Doch darf bemerkt werden, daß das kleine Korn oder die beiden Körner, die R. HERTWIG als Centriolen bezeichnet, sehr wohl reduzierte Centrosomen in meinem Sinne, d. h. Centriolen mit sehr dichter



Centrioplasmahülle sein könnten, wofür auch, wenn wir von den Metazoen auf die Protozoen bis in so feine Details schließen dürfen, ihre nicht unbeträchtliche Größe sprechen würde.

Ganz ebenso halte ich es für möglich, daß bei der Centrosomenteilung, die VAN DER STRICHT (99) für die Ovocyten von Thysanozoon beschrieben hat, die in Fig. 42 (Pl. XIX) abgebildeten Schwestercentren nicht die Centriolen, wie sie z. B. in Fig. 36 (Pl. XVIII) vorliegen, sind, sondern Centrosomen in meinem Sinne. Sie sind beträchtlich größer als die früheren Centriolen und zeigen auch einen anderen Habitus<sup>1)</sup>. Wie nahe an die Grenze des Entscheidbaren diese Verhältnisse gehen können, wurde oben für die Blastomeren des Ascaris-Eies gezeigt; ohne Zweifel verhalten sich andere Objekte ganz ähnlich. Unter diesen Umständen scheint mir für manche der beschriebenen Fälle eine erneute Untersuchung von den im Vorstehenden aufgestellten Gesichtspunkten aus dringend notwendig zu sein.

Ich habe früher (13, S. 114) für die Chromosomen auseinandergesetzt, daß wir unterscheiden müssen zwischen Teilung (Verdoppelung) und Trennung, d. h. zwischen der im Mutterelement eingetretenen Sonderung in 2 Tochterelemente und einer so völligen Lösung des Zusammenhanges zwischen beiden, daß sie, wenn frei beweglich, in ganzer Länge auseinanderfallen würden. Ich habe damals dargelegt, daß, mag die Verdoppelung auch noch so lange vor der Bildung der Teilungsfigur vollzogen sein, die Trennung nicht früher als in der fertigen Spindel<sup>2)</sup> erfolgen darf, soll der Zweck der Karyokinese, die richtige Verteilung der Schwesterchromosomen, bewirkt werden.

Es scheint mir nun nötig zu sein, auch für die Centrosomen eine solche Unterscheidung zu machen, wenn auch in etwas anderer Art. Hier ist nicht die Unterscheidung eines Teilungsstadiums mit noch bestehender Verbindung und eines solchen mit gelöster von Wichtigkeit<sup>3)</sup>, sondern es handelt sich um die

1) Die Bilder, die VAN DER STRICHT von den Cytocentren und Sphären der II. Richtungsspindel giebt, sind so variabel, daß sie für Schlüsse über die Struktur dieser Bildungen nicht in Betracht kommen können.

2) d. i. nachdem die Chromosomen von beiden Seiten her mit Spindelfasern besetzt sind.

3) Im Falle von *Dialula* sind die Schwestercentrosomen noch fast bis zu ihrer eigenen Teilung durch die bei ihrer Bildung entstandene Centralspindel verknüpft.

Unterscheidung zwischen jenem Stadium, wo die beiden Schwester-centrosomen zwar gebildet, aber noch so dicht verbunden und benachbart sind, daß sie der Sphäre gegenüber einen einheitlichen Mittelpunkt repräsentieren (Fig. 92, Taf. VII), und dem Stadium, wo sie beginnen, sich voneinander zu entfernen und eine dicentrische Strahlenanordnung zu bedingen oder wenigstens zu ermöglichen (Fig. 94—97). Ich möchte diese beiden Vorgänge als den der Verdoppelung und den der Separation unterscheiden. In manchen Fällen, so bei *Dialula* und *Echinus*, wo sich die Tochtercentrosomen gleich in beträchtlicher Entfernung von einander differenzieren, sind Verdoppelung und Separation vereint. Ihre Unterscheidung ist dagegen von Bedeutung bei Centrosomen, die bei ihrer Teilung sehr klein sind, und speciell in Fällen mit langer Zellenruhe, indem hier die Verdoppelung meist schon unmittelbar nach Entstehung der Zelle, die Separation aber erst als Einleitung zur nächsten Zellteilung einzutreten scheint. Das erstere Stadium möchte ich, um das noch Einheitliche des Gebildes auszudrücken, als das des Doppelcentrosoms bezeichnen und von zwei Centrosomen erst dann sprechen, wenn die Separation begonnen hat. Eine scharfe Grenze zwischen den beiden Etappen besteht natürlich nicht.

Wie für die Chromosomen<sup>1)</sup>, so kann es auch für die Centrosomen keinem Zweifel unterliegen, daß die Verdoppelung eine selbständige Lebensäußerung ist und nicht von außen, etwa durch einen von entgegengesetzten Seiten thätigen Zug bewirkt wird<sup>2)</sup>. Des weiteren aber scheint mir Grund zu der Annahme vorhanden zu sein, daß auch die erste Separation in den meisten, wenn nicht in allen Fällen eine Funktion der Centrosomen selbst ist. Wir kennen jetzt für mehrere Fälle die Erscheinung, daß ein gewisser Bereich des Muttercentrosoms zu einem Stiel oder einer Centralspindel auswächst. Diese Bildungen dürften die gleiche Funktion besitzen, die wir von den ganz ähnlichen Verbindungsstielen der Infusorienkerne kennen, daß sie die Schwestergebilde bis auf eine gewisse Entfernung auseinandertreiben. Wodurch die weitere Auseinanderbewegung bewirkt wird, hat uns hier nicht zu beschäftigen.

---

Nur ganz kurz mag hier die Frage berührt werden, ob sich ein Centrosoma in gewissen Fällen in verschieden-

---

1) Vgl. BOVERI, 13, S. 113.

2) Näheres hierüber in Kapitel V.

wertige Hälften teilt. Die Vermutung liegt nahe, daß da, wo 2 Schwesterzellen in ihren Qualitäten, vor allem aber in ihrer Größe verschieden sind, eine Verschiedenheit der Centrosomen das Bedingende sein könnte. Halten wir uns in dieser Frage an das, was zu sehen ist, so ist mir weder aus eigener Erfahrung, noch aus der Litteratur ein Fall bekannt, wo, etwa bei den Oocyten-Teilungen oder bei der Entstehung von Mikromeren, die Schwestercentrosomen bei ihrer Entstehung sich verschieden dargestellt hätten. Auch bei der ersten Teilung des *Ascaris*-Eies, das, wie schon HALLEZ (51) erkannt hat, in 2 an Größe und Qualität verschiedene Tochterzellen zerfällt, sind die Centrosomen, die für die beiden Blastomeren bestimmt sind, nicht zu unterscheiden. Allerdings sind Fälle beschrieben worden, wo bei inäqualer Zellteilung die beiden Cytocentren in späteren Stadien verschieden aussehen. Allein hier ist die Annahme einer differentiellen Teilung nicht im mindesten mehr berechtigt, als die einer nachträglichen verschiedenen Einwirkung der protoplasmatischen Umgebung. — Gewisse Experimente von DRIESCH<sup>1)</sup> über Veränderung des Furchungstypus, wenn auch nicht zur Prüfung dieser Frage unternommen, sprechen im gleichen Sinne. Es scheint mir aus denselben unweigerlich hervorzugehen, daß die Mikromerenbildung des Seeigel-Eies, also eine sehr ausgeprägte inäquale Zellteilung, lediglich in Verhältnissen des Protoplasmas, nicht aber in einer differentiellen Centrosomenteilung ihren Grund hat. Ob eine solche überhaupt vorkommt, dies festzustellen bleibt weiteren Forschungen vorbehalten.

---

Endlich sei hier noch die Behauptung M. HEIDENHAIN's besprochen, daß die Centrankörper sich durch Knospung vermehren. Daß diese Behauptung, mag sie sich nun auf Centrosomen oder Centriolen beziehen, in der Allgemeinheit, in der sie von ihrem Autor aufgestellt wird (55, S. 255), keiner Widerlegung bedarf, ist klar. Es fragt sich nur, ob sie überhaupt für irgend einen Fall Giltigkeit beanspruchen kann. Die Objekte, für welche HEIDENHAIN diese Art der Vermehrung beschreibt, sind gewisse Säugetierzellen, speciell die Lymphocyten vom Kaninchen-Knochenmark. Zunächst ist zu erwähnen, daß die Abbildungen, die HEIDENHAIN

---

1) Vgl. dessen soeben erschienene zusammenfassende Darstellung in den Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte (34).



von den fraglichen Zellen giebt, für eine Vermehrung (Fortpflanzung) der dargestellten Körperchen, welcher Art dieselbe auch sein möge, überhaupt nichts beweisen. Ein Vorgang, wie Teilung oder Knospung, kann entweder durch Beobachtung im Leben nachgewiesen werden, oder dadurch, daß von konservierten Objekten eine Serie von Zuständen gegeben werden kann, von denen einer aus dem anderen sich ableiten läßt und deren richtige Aneinanderfügung durch andere damit parallel gehende Prozesse, deren Verlauf bereits klargestellt ist, garantiert wird. Wenn also z. B. in den Centrosomen des Seeigel-Eies in manchen Fällen ein kugeliges Centriol, in anderen ein gestrecktes, in wieder anderen zwei gefunden werden, und wenn diese verschiedenen Befunde der Art mit den im Leben zu verfolgenden Teilungsphasen zusammenfallen, daß das einfache Centriol immer auf den früheren, das doppelte auf späteren Stadien, das gestreckte auf mittleren zur Beobachtung kommt, so ist damit die Teilung bewiesen.

Betrachtet man nun die fraglichen Gebilde der Leukocyten, wie sie HEIDENHAIN in 55, S. 244 wieder reproduziert hat, so wird man aus diesen Bildern den Beweis einer Vermehrung und speciell einer Vermehrung durch Knospung nicht entnehmen können. Vor allem muß es fraglich erscheinen, ob die verschiedenen Körperchen, die sich neben einander finden, überhaupt Gebilde von gleicher Wertigkeit sind. Den meisten Bildern nämlich ist gemeinsam, daß zwei intensiv schwarze Kügelchen vorliegen, die durch eine einseitig vorspringende, öfter geknickte, schwächer färbbare Brücke verbunden sind. Oft ist die Mitte dieser Brücke verdickt, und die Eigenschaften der Eisenhämatoxylinfärbung machen es sehr wahrscheinlich, daß bei stärkerer Entfärbung nur dieser verdickte mittlere Bereich die Farbe bewahrt, während die Seitenteile schon farblos sind. So würde dann das Bild eines dritten Körperchens entstehen, wie es in vielen Figuren zu sehen ist. Die Bilder HEIDENHAIN's erinnern sehr entschieden an gewisse Fälle, die ich von dem sich teilenden Centrosom der *Ascaris*-Blastomeren oben beschrieben habe (Fig. 97a), wo auch in der Mitte des Verbindungsstieles einseitig vorspringend ein kleines Körperchen sichtbar ist, von welchem es hier nicht zweifelhaft ist, daß niemals ein Centrosom daraus wird. Auch KOSTANECKI und SIEDLECKI (73) bilden an dem Doppelcentrosom von *Salamandra*-Leukocyten ein kleines Körperchen ab, das dem bei *Ascaris* zu beobachtenden wohl entsprechen könnte.

Wenn HEIDENHAIN für drei seiner Bilder in der Figuren-

erklärung sagt, daß hier das kleinste Centralkörperchen als soeben neu entstanden zu denken sei, so scheint mir durch diese Ausdrucksweise das Gewicht, welches den fraglichen Bildern für die Behauptung einer Knospung zukommt, ziemlich richtig gekennzeichnet zu sein. Zu alledem bedenke man noch, daß die Figuren in nahezu 5000-facher Vergrößerung gezeichnet sind.

Danach scheint es mir zwar wohl möglich zu sein, daß bei den Leukocyten des Kaninchens ein solcher Prozeß, wie HEIDENHAIN ihn sich denkt, vorkommt; und ich werde unten einen Versuch machen, zu zeigen, wie eine derartige Vermehrung sich mit der typischen ohne Zwang in Einklang bringen ließe. Aber der Beweis für ihr Vorkommen steht noch aus. Jedenfalls darf jetzt schon behauptet werden, daß auch, wenn dieser Beweis geliefert wäre, dieser Fall eine Ausnahme vorstellen würde, die um so weniger als Paradigma dienen kann, als niemand anzugeben vermag, was aus einem solchen Leukocyten weiterhin wird, ob er sich überhaupt noch teilt, ob er zur Bildung einer normalen zweipoligen Teilungsfigur befähigt ist oder ob er unter Bildung mehrpoliger Mitosen zu einer Riesenzelle entartet.

Aus dem Gesagten ergibt sich, was ich hinzuzufügen nicht unterlassen will, daß die konstatierte Unsicherheit in der Natur des untersuchten Objektes ihren Grund hat, nicht in der Untersuchung; und ich erkenne das, was HEIDENHAIN an den Leukocyten an Beobachtung geleistet hat, jetzt wie früher rückhaltlos an.

### Kapitel III.

#### Das Verhältnis von Centrosom und Centriol zur Sphäre.

Diese Beziehungen sollen hier nur so weit betrachtet werden, als sie mit den vorstehend behandelten Eigenschaften der Centrosomen in Zusammenhang stehen. Alle diejenigen Beziehungen, welche die Natur der Sphären betreffen, haben uns hier nicht zu beschäftigen. Doch ist es notwendig, einige Bemerkungen über die Sphären selbst vorausszuschicken, insofern nämlich für unsere Probleme eine richtige Fragestellung hiervon abhängt.

Für VAN BENEDEN (5) war bekanntlich das corpuscule central nur einfach das Insertionsorgan für die Radien der sphère attractive,

die als ein dauerndes Zellenorgan jenes Körperchen als dauerndes Centralgebilde enthalten sollte. Demgegenüber habe ich, trotz großer Uebereinstimmung mit VAN BENEDEN hinsichtlich der Beziehung zwischen Centrosom und Sphäre während des karyokinetischen Prozesses, von Anfang an als dauerndes Organ nur das Centrosoma betrachtet, die Sphäre dagegen als eine Bildung, welche durch die Einwirkung des Centrosoms auf die Zellsubstanz hervorgebracht wird, wie am besten das Sperma-Centrosoma lehrt, welches als ein ganz nacktes Körperchen sich seine Astrosphäre aus protoplasmatischen Bestandteilen einer anderen Zelle erzeugt. Aber auch viele Fälle von Centrosomenteilung, bei denen die spezifische Substanz der alten Sphäre im Umkreis des sich teilenden Centrosoms erhalten bleibt, belehren uns darüber, daß die neuen Centren ihre Strahlensysteme als etwas der Struktur nach Neues, oft sogar in direktem Widerstreit mit der noch fortbestehenden monocentrischen Strahlung erregen<sup>1)</sup>.

Die im Anschluß an die freilich nur angedeutete Auffassung VAN BENEDEN's, von RABL, HEIDENHAIN, KOSTANECKI u. a. geäußerten Vorstellungen, wonach dauernde Radiensysteme bei der Teilung der Centrosomen in zwei Hälften zerlegt werden und sich in den Tochterzellen, etwa durch Radienspaltung, wieder ergänzen sollen, konnten bisher nicht für einen einzigen Fall auch nur im geringsten wahrscheinlich gemacht werden.

Die Radiensysteme um jedes neugebildete Centrosom entstehen neu; und damit erheben sich in Bezug auf die Struktur und Teilung der Centrosomen die folgenden Fragen:

1) Von welchem Teile des Centrosoms hängt die Sphärenbildung und überhaupt die ganze Beziehung zur Sphäre ab?

---

1) Auf die Frage nach der Substanz der Sphären gehe ich hier nicht näher ein. Daß das Plasma der Sphären des Ascaris-Eies und vieler anderer Zellen sich von dem übrigen Protoplasma dieser Zellen unterscheidet, kann sowohl nach meinen früheren Erfahrungen, als auch nach Färbungsversuchen an Schnitten, die ich seither gemacht habe, keinem Zweifel unterliegen. Ob es sich dabei, wie ich früher annehmen zu müssen glaubte, um einen besonderen dauernd unterscheidbaren Protoplasmabestandteil handelt, der, für gewöhnlich überall verteilt, sich um die Centrosomen ganz oder teilweise zusammenzieht und zu radiären Zügen anordnet, oder um eine Umwandlung des gewöhnlichen Plasmas unter dem Einfluß jener Centren, lasse ich unentschieden. Unter allen Umständen findet eine Ansammlung dichter Zellsubstanz um die Centrosomen und Zurückdrängung von Zwischensubstanz statt.



2) Steht die Teilung des Centrosoms mit der Sphärenbildung in einem gewissen Verhältnis?

Die erste Frage läßt sich genauer so formulieren: ist es das Centroplasma oder das Centriol, welches die Strahlung erregt und, sie beeinflussend oder von ihr beeinflusst, als ihr „Centrum“ in irgend einem Sinne anzusehen ist?

Hier habe ich vor allem zu betonen, daß die Sphärenstrahlen in allen von mir untersuchten Objekten nicht bis an das Centriol herangehen, oder mit anderen Worten, daß das Gebilde, welches ich mit VAN BENEDEN Centralkörperchen oder Centrosoma nenne, keinen strahligen Bau besitzt. Dies ist sogar vorläufig eines der obersten Charakteristiken des als Centrosoma zu bezeichnenden Gebildes, womit nicht in Widerspruch steht, daß das abgestoßene Centroplasma sich metamorphosieren und zum Aufbau neuer Sphärenstrahlen Verwendung finden kann.

Wenn also das Centriol „Radiencentrum“ sein soll, so kann es dies von vornherein nicht im Sinne eines Insertionsorgans sein, als welches allein das Centrosom in Betracht kommt, sondern lediglich in der Bedeutung, daß es, ähnlich wie ein Magnetpol Eisenfeile, gewisse Protoplastmateilchen in radiäre Bahnen ordnet, eine Wirkung, die es entfalten würde durch eine nicht strahlig beeinflussbare Substanz (Centroplasma) hindurch, ähnlich einem in Papier gewickelten Magnet.

Diese Annahme wäre unter Zuhilfenahme einiger Hilfsannahmen für die meisten Objekte wohl zulässig, indem da, wo das Centrosom kugelig ist und das Centriol in dessen Mittelpunkt liegt, die Radien ebenso wohl auf das Centriol als auf das Centrosom centriert sind. Dagegen scheinen mir die Erfahrungen, die ich am Seeigel-Ei gemacht habe, die Annahme, daß die Centriolen die Strahlung erregen, nicht zu gestatten. Ich verweise dazu auf Fig. 46, 47, 49 (Taf. IV). Die Centriolen sind bei der Centrosomenteilung wie später winzig kleine, annähernd kugelige Körperchen, die Radien der neuen Systeme müßten also, wenn in diesem Körnchen ihr Centrum gegeben wäre, auf einen Punkt zusammenlaufen. Das ist jedoch, wie besonders einzelne Seitenansichten (Fig. 49) erkennen lassen, nicht der Fall. Die Radien sind zwar in ihrem Verlauf nicht gleichmäßig auf die ganze Centroplastmascheibe verteilt, sondern konvergieren deutlich auf zwei Stellen, in denen nach den Bildern der anderen Serie die Centriolen liegen. Allein wenn man nun alle Strahlen in diese Anlagen der Tochtercentro-

somen verlängert, so ergibt sich, daß sie nicht in dem Centriol zusammentreffen können.

Neben diesem Argument giebt es dann noch eine ganze Reihe anderer, welche eine direkte Beziehung des Centriols zur Sphäre ebenso unwahrscheinlich machen, wie sie andererseits übereinstimmend auf das Centrosom als deren Centralorgan hinweisen.

Ich führe davon vor allem die auffallende Beziehung an, die zwischen dem Wachstum des Centrosoms und der Veränderung der Sphäre (Wachstum, Veränderung in der Beschaffenheit der Radien etc.) besteht (vergl. besonders die Abbildungen von *Ascaris*-Eiern, Fig. 81–87, Taf. VI), während zwischen Centriol und Sphäre eine solche Beziehung nicht nachweisbar ist.

Eine zweite wichtige Thatsache ist die, daß sich die Gestalt der Sphäre mit der Form des Centrosoms ändert. Sehr klar ist dies zu sehen beim Uebergang des *Dialula*-Centrosoms zur Spindel, wie schon MAC FARLAND betont und dahin zusammengefaßt hat, daß „als Centrum der ‚organischen Radien‘ nicht das Centrkorn, sondern das ganze Centrosom angesehen werden muß“. Ein ganz entsprechender Zusammenhang zwischen Centrosom und Sphäre tritt uns bei der vorübergehenden Abplattung des Centrosoms entgegen, wie sie besonders im *Ascaris*-Ei vorkommt und mit einer ganz entsprechenden Umformung und Differenzierung der Sphäre parallel geht. Die Centriolen, auf diesem Stadium meist schon in der Zweizahl vorhanden, stehen zu dieser Umformung der Sphäre in gar keiner Beziehung, wie am besten daraus hervorgeht, daß die Abplattung von Centrosom und Sphäre sich in der Richtung der alten Teilungsachse vollzieht, während die Verbindungslinie der Centriolen jeden beliebigen Winkel dazu bilden kann (Fig. 103, Taf. VIII).

Die gleiche Erscheinung, nur wieder in anderer Form, zeigt sich an den eigentümlichen, lang-stiftförmigen Centrosomen, wie sie im Seeigel-Ei und dessen Tochterzellen zur Beobachtung kommen und kaum als Abnormität aufgefaßt werden dürfen. Ich habe einen solchen Fall in Fig. 53 (Taf. IV) abgebildet. Auch hier richtet sich der Verlauf der Radien nach der Form des Centrosoms.

Es ist bei Beurteilung dieser Erscheinungen gleichgiltig, ob man die betrachteten Umformungen der Sphäre als durch Veränderung des Centrosoms bedingt ansieht, oder ob man die meines Erachtens unwahrscheinlichere Ansicht vertritt, daß die Sphären

durch eine in ihnen selbst gelegene Ursache, oder von ihrer Umgebung aus bestimmt, ihre Form verändern und die Centrosomen entsprechend umgestalten; in keinem Falle sehen wir etwas, was auf eine Einwirkung oder Beeinflussung der Centriolen deuten könnte.

Auf Grund dieser Thatsachen glaube ich für die mir bekannten Objekte den Satz aufstellen zu können, daß das Centriol weder als Insertionspunkt der Radien, noch als Erregungscentrum für dieselben angesehen werden kann. Die ganze Beziehung zur Sphäre liegt dem Centrosom ob; das Centriol dagegen hat in diesem die Funktion eines Central- und Teilungsorgans.

Ob andere Erfahrungen dazu nötigen werden, diesen Satz zu modifizieren oder umzustoßen, wird die Zukunft zeigen. Schon jetzt liegen ja Angaben vor, wonach die Sphärenstrahlen entweder dauernd oder wenigstens zu gewissen Zeiten direkt bis an Körperchen herantreten sollen, von denen nach ihrer Größe, nach dem Zeitpunkte ihrer Teilung und anderen Merkmalen kaum ein Zweifel sein kann, daß sie Centriolen sind. So ist es nach LILLIE (77) bei *Unio*, nach MEAD (80) bei *Chaetopterus*. Nachdem jedoch für *Ascaris* und *Echinus* ganz entsprechende Annahmen mit Unrecht gemacht worden sind, scheint mir auch für die genannten Objekte eine Nachprüfung notwendig zu sein. Bevor eine solche vorliegt, sei es gestattet, einige Möglichkeiten namhaft zu machen, wie die in Rede stehenden Angaben von meinem Standpunkte aus erklärt werden können. Die Verhältnisse im Ei von *Ascaris* und *Echinus* legen vor allem die Vermutung nahe, daß es sich in manchen der hierher gehörigen Fälle um nichts anderes als eine optische Täuschung handelt, die dadurch zustande kommt, daß sich in den betreffenden Präparaten das wahrscheinlich körnige oder schaumige Centroplasma gegenüber den Sphärenstrahlen nur sehr undeutlich abgrenzt, und daß das Auge sich aus den Granulationen des Centroplasmas unwillkürlich Züge zusammensetzt, die in der Verlängerung der peripheren Radien liegen und also eine Fortsetzung derselben bis an das Centriol vortäuschen. Schon E. FÜRST (46) hat auf diese Möglichkeit den Angaben von KOSTANECKI und SIEDLECKI gegenüber hingewiesen und hierbei folgenden Versuch empfohlen (S. 109): „Man mache auf ein Blatt Papier einen schwarzen Punkt, umgebe diesen mit Bleistift mit einem kreisförmigen Hof einer zarten, ganz gleich-



mäßigen Körnelung und füge daran nach außen, ohne scharfe Abgrenzung, körnige Radian, die auf den schwarzen Punkt centriert sind. Betrachtet man dieses Bild, so glaubt man auch in dem centralen Hof eine Radialstruktur mit großer Deutlichkeit zu erkennen; bedeckt man die Radian wieder durch ein Stück Papier mit kreisförmiger Oeffnung, welche gerade den centralen Hof freiläßt, so ist man überrascht, daß dieser Eindruck wieder völlig verschwindet. Der Versuch zeigt also, wie leicht der Eindruck einer radiären Struktur entstehen kann, ohne daß dieselbe an der betreffenden Stelle wirklich vorhanden ist.“

Eine zweite Möglichkeit, die unter Umständen zu Täuschungen führen könnte, ergibt sich aus den Erfahrungen A. FISCHER's (38) über die künstliche Erzeugung von Strahlungen in Eiweißkörpern. Es ist nicht undenkbar, daß im Centroplasma mancher Zellen Bedingungen vorliegen, die denen in einer toten Hollundermarkzelle, die mit Eiweiß imprägniert ist, ähnlich sind, und daß sich also bei der Einwirkung von Reagentien, um das Centriol als dichten Körper, künstliche Strahlungen ausbilden könnten. Vielleicht ließen sich auf diese Weise manche Widersprüche der Litteratur erklären. Die allgemeine Meinung ist ja die, daß, wenn bei zwei identischen Objekten an dem einen nach der Konservierung radiäre Struktur sich findet, am anderen nicht, der erstere Zustand als dem Leben entsprechend anzusehen sei. Vielleicht ist es viel richtiger, das Gegenteil anzunehmen. Wenigstens ist nicht einzusehen, warum in einer vorzüglich konservierten Radiankugel plötzlich von einer bestimmten Zone an nach innen die Radian verdorben sein sollten. Viel eher scheint es mir auf Grund der Experimente FISCHER's möglich zu sein, daß ein homogenes Areal bei der Konservierung radiäre Struktur annimmt.

Endlich ist es mit meiner Auffassung nicht unverträglich, daß in Centrosomen eine Radiärstruktur im Leben wirklich vorhanden ist; nur müßte dieselbe von der der Sphäre wesentlich verschieden sein. Um dies näher zu erklären, knüpfe ich an die Verhältnisse des sich teilenden Centrosoms in den Ovocyten von *Dialula* an. Dort wird, wie MAC FARLAND gezeigt hat, eine mittlere Zone des in einer Dimension sehr stark wachsenden Muttercentrosoms zur Centralspindel, während die Enden sich zu den beiden Tochtercentrosomen individualisieren. Der zur Centralspindel auswachsende Teil stellt zunächst mit den Tochtercentrosomen ein Ganzes dar, beide gehen ohne scharfe Grenze in einander über; nach außen ist der ganze Komplex aufs schärfste abgegrenzt.

In dem spindelförmigen Körper entwickelt sich nun allmählich eine Faserung, die man zunächst geneigt sein möchte, mit den Radiensystemen der Sphären in eine Rubrik zu stellen, die aber gegenüber diesen Strahlen, welche die Centrosomen im Protoplasma erregen, folgende wichtige Unterschiede aufweist. Vor allem besteht sie nicht aus selbständigen, gestreckt verlaufenden Fädchen, sondern sie zeigt sich zusammengesetzt aus anastomosierenden Bälkchen; sie ist ein Netzwerk, vielleicht ein Schwammwerk, dessen Hauptzüge einen der Spindelachse parallelen Verlauf nehmen. Schon dieser Umstand spricht dagegen, daß diese Faserung von den sich differenzierenden Tochtercentrosomen nach Art von Sphärenstrahlen hervorgerufen wird; vielmehr dürfte die nächstliegende Deutung die sein, daß bei dem Wachstum des Gebildes eine Scheidung in einen dichteren und einen weniger dichten Bestandteil stattfindet, und daß der dichtere sich in der Streckungsrichtung des spindelförmigen Körpers mitstreckt. Ein wichtigeres Argument im gleichen Sinne ist dieses, daß die Faserung der Centralspindel sich ausbildet, lange bevor die Tochtercentrosomen zur Sphärenbildung befähigt sind (vgl. die Figuren auf Taf. II). Endlich zeigt der faserige Körper seine Gegensätzlichkeit zur Sphäre aufs klarste darin, daß die Radien der alten Sphäre stets auf die wachsende Spindelfigur als Ganzes centriert sind, daß diese also das Sphärenzentrum repräsentiert.

Dieser Fall beweist, daß in einem Centrosom eine faserige Struktur auftreten kann, welche von der Fadenstruktur der Sphären ihrer Entstehung nach prinzipiell verschieden ist. Es wäre nun sehr wohl denkbar, daß auch in einem kugeligen Centrosom bei seinem Heranwachsen zu einer immer größeren Kugel eine ähnliche Differenzierung in eine dichtere und eine weniger dichte Substanz stattfinden und daß in diesem Falle nun, bei dem allseitigen konzentrischen Wachstum, eine radiäre Streckung der dichteren Teile eintreten könnte. Diese Radiärstruktur des Centrosoms würde in die Verlängerung der Sphärenstrahlen zu liegen kommen, und so würde die Sphäre sich scheinbar bis an das Centriol erstrecken. Scheinbar; denn die Radiärstruktur des Centrosoms und die radiäre fädige Anordnung protoplasmatischer Bestandteile um dasselbe würden nicht viel mehr mit einander zu schaffen haben als die in einem befruchteten Ei von dem im Mittelpunkt angelangten Spermocentrum bis zur Eioberfläche sich erstreckende Strahlensonne mit der Radiärstruktur der das Ei umgebenden Zona pellucida.

Ob diese Erklärungsweise für manche Fälle zutrifft, werden weitere Untersuchungen festzustellen haben. Doch kann schon jetzt bemerkt werden, daß manche Bilder, welche in einem Bereich, der offenbar dem Centrosom entspricht, Radiärstruktur aufweisen, einen auffallenden Gegensatz derselben in ihrer Beschaffenheit gegenüber den Sphärenstrahlen darbieten. Es sei hierfür nur auf Fig. 7 F bei Lillie (77) hingewiesen.

Wir kommen nun zu unserer zweiten Frage: ob die Teilung des Centrosoms mit der Sphärenbildung in irgend welcher Beziehung steht. Schon aus den vorhergehenden Erörterungen geht eine solche Beziehung insofern hervor, als nach jeder Teilung früher oder später um jedes Tochtercentrosom eine neue Sphäre entsteht. Da nun die Sphäre nicht eine dauernde und stets gleiche Bildung ist, sondern, von minimalen Anfängen ausgehend, sich immer mächtiger entfaltet, in diesem Zustand ihre karyokinetische Wirksamkeit ausübt und dann wieder dahinschwindet, so fragt es sich, wie viele solche „Sphären“ zwischen 2 Teilungen entstehen können, oder anders ausgedrückt, ob jede Generation von Centrosomen zur Erzeugung einer oder mehrerer Sphären befähigt ist<sup>1)</sup>. Diese für das Verhältnis der Centrosomen zur Zellteilung hochwichtige Frage muß, wie mir scheint, dahin beantwortet werden, daß normalerweise jedes Centrosom nur einmal eine Sphäre erzeugen kann. Doch ist hier eine Unterscheidung zu machen, deren Erläuterung ich an die Verhältnisse im *Ascaris*-Ei anknüpfen will. Wir finden dort die Astrosphären in ihrer Ausbildung mit dem Wachstum der Centrosomen Schritt halten; mit der Reduktion der Centrosomen bilden sich auch die Sphären wieder zurück. Aber doch findet während dieser letzteren Periode noch einmal eine Neubildung von Strahlen und, wenn man also will: eine Sphären-Neubildung statt; denn wir sehen an das reduzierte Centrosom direkt Radien herantreten. Allein eine wirkliche, aus weit auslaufenden Fädchen bestehende Strahlensonne bildet sich um das Muttercentrosom nicht mehr aus, solche entstehen erst wieder um die Tochtercentrosomen. Aus dieser Betrachtung dürfte hervorgehen, daß der Ausdruck Sphäre oder Astrosphäre, mit dem alle beliebigen Differenzierungen im Umkreis des Centrosoms be-

1) Von Fällen, wo die Sphäre vor oder auf ihrer vollen Entfaltung durch Herstellung abnormer Bedingungen unterdrückt wird und darauf wieder normale Bedingungen eintreten, ist hier abgesehen.



zeichnet zu werden pflegen, nicht für alle hier vorliegenden Beziehungen ausreicht. Schon FOL (43) hat dies erkannt. Er betont nachdrücklichst, daß man die im Seeigel-Ei in der Umgebung der Cytocentren auf verschiedenen Stadien auftretenden Radiensysteme nicht identifizieren dürfe; er unterscheidet Sphären, die nur aus Strahlungen (rayonnements), und solche, die aus Strahlen (rayons) zusammengesetzt sind. Die ersteren haben nach seiner Auffassung auf den Namen wirklicher „Asteren“ keinen Anspruch.

Ob sich nun eine derartige Unterscheidung wird durchführen lassen, ist mir zweifelhaft; wohl aber glaube ich, daß es zweckmäßig sein wird, für die zu karyokinetischer Wirksamkeit befähigten Radiensysteme einen besonderen Ausdruck einzuführen, sie etwa als „Kinosphären“ aus dem, was man indifferent Sphäre nennt, herauszuheben. Danach wäre z. B. das Radiensystem, das im Ei um das Spermatocentrum auftritt, wahrscheinlich keine Kinosphäre.

Der oben schon ausgesprochene Satz würde jetzt genauer so zu formulieren sein, daß um jedes Centrosomen-Individuum normaler Weise nur einmal eine Kinosphäre auftritt und also nur ein einmaliger karyokinetischer Prozeß an dieses Centrosom geknüpft ist. — Es ist dies nichts anderes als eine Umschreibung der Thatsachen; allein die Betonung, die durch diese Umschreibung dem Sachverhalt gegeben wird, ist, wie mir scheint, von großer Wichtigkeit. Dies wird sich unten zeigen, wo von dem Verhältnis der Centrosomenteilung zur Zellteilung die Rede sein wird.

## Kapitel IV.

### Kriterien, ob Centrosom oder Centriol.

Im Vorstehenden sind schon die wesentlichsten Kennzeichen enthalten, die sich einerseits für Centrosomen, andererseits für Centriolen aufstellen lassen, und die, wo es sich um die Frage handelt, was in einem bestimmten Falle vorliegt, als Kriterien zu dienen haben. Ich stelle die einzelnen Punkte hier übersichtlich zusammen, wobei aber auch gerade diejenigen Momente, welche mit Unrecht als entscheidende Merkmale angesehen worden sind, besprochen werden sollen.

1) Die Größe im Verhältnis zur Zelle. Die Centriolen sind von so extremer Kleinheit, daß sie selbst in den größten Zellen, wie den Eiern, auch mit den stärksten Vergrößerungen nur als kleine, nicht weiter analysierbare Pünktchen erscheinen. In sehr kleinen Zellen lassen sie sich überhaupt nicht mehr nachweisen, und wenn also in einer kleinen Zelle ein Körperchen gefunden wird, das bei Eisenhämatoxylinfärbung sofort deutlich hervortritt, vielleicht schon mit einem Trockensystem, wie LEITZ 7, erkannt werden kann, so ist die Wahrscheinlichkeit sehr groß, daß es sich um das Centrosom handelt<sup>1)</sup>.

Absolute Regeln aber werden sich für die Größe unserer Gebilde nicht aufstellen lassen. Es wird wahrscheinlich Zellen geben, in denen die Centriolen größer sind als in anderen die Centrosomen, so gut wie es in manchen Organismen Zellkerne giebt, die größer sind als in anderen die Zellen, und Zellen, die größer sind als ganze aus Tausenden von Zellen aufgebaute Tiere.

2) Das Verhalten zum Eisenhämatoxylin. Für sämtliche im speciellen Teil besprochenen Objekte wurde gezeigt, daß je nach dem Grad der Entfärbung und nach gewissen in der Konservierung begründeten Unterschieden des Präparates, im einen Falle das ganze Centrosom durch und durch schwarz gefärbt sein kann, während in einem anderen in dem entfärbten Centrosom nur das oder die Centriolen schwarz bleiben. Ja, man kann an einem und demselben Präparat durch Entfärbung in Etappen zuerst das Centrosom, dann dessen Centriolen in schwarzer Färbung zur Darstellung bringen. Die Schwarzfärbung in Eisenhämatoxylin ist sonach im allgemeinen kein Kennzeichen, ob ein Centrosom oder Centriol vorliegt<sup>2)</sup>. Dazu kommt dann noch, daß sich in manchen Zellen die Centrosomen konzentrisch entfärben, und dadurch Kunstprodukte in jeder beliebigen Größe zwischen Centrosom und Centriol hergestellt werden können.

Wenn also in einem Präparat bei beliebiger Extraktion des

---

1) Ich bemerke bei dieser Gelegenheit, daß ich die (schwarz gefärbten) Centrosomen des *Ascaris*-Eies auch im Zustand ihres kleinsten Volumens, wie in Fig. 94, mit LEITZ 7 leicht und deutlich erkennen kann. Die Centriolen sind bei dieser Vergrößerung noch nicht unterscheidbar.

2) Nur in sehr großen Zellen, wie manchen Eizellen, wo die Centrosomen sehr groß und locker gebaut sind, halten dieselben den Farbstoff nicht fest, so daß hier, wie es scheint, nur die Centriolen in schwarzer Färbung darstellbar sind.

Farbstoffes im Mittelpunkt der Sphäre ein schwarz gefärbter Bereich bleibt, so hat sich der Beobachter nicht allein die Frage: ob Centrosom oder Centriol, vorzulegen, sondern er wird überdies festzustellen haben, ob er nicht ein Artefakt vor sich hat, welches weder dem einen, noch dem anderen entspricht, ganz abgesehen von den Produkten des pathologischen körnigen Zerfalles, welche in ihrem Aussehen von Centriolen oder Centrosomen nicht zu unterscheiden sind.

3) Der Zeitpunkt der Teilung. Das Centriol teilt sich beträchtlich früher als das Centrosom. In Ei von *Ascaris*, von *Thalassema* (GRIFFIN) und *Chaetopterus* (MEAD), in den Ovocyten von *Thysanozoon* (VAN DER STRICHT) kommen schon auf dem Stadium der Aequatorialplatte zwei Centriolen zur Beobachtung, im Ei von *Echinus* sogar noch früher, ehe überhaupt die Spindel gebildet ist. Die Teilung des Centrosoms selbst scheint dagegen normaler Weise nirgends früher als in der Metakinese zu beginnen, in den *Ascaris*-Blastomeren und so wahrscheinlich in vielen anderen Objekten erfolgt sie erst im Ruhezustande der Zelle. Doppelkörner zur Zeit der Aequatorialplatte oder früher werden also mit großer Sicherheit als Centriolen in Anspruch genommen werden dürfen.

4) Das Verhältnis zur Astrosphäre. Dieses ist wohl das wichtigste Kennzeichen. Ein Körper, an den die Sphärenradien direkt herantreten, ist das Centrosoma. Sodann scheinen die in vielen Fällen zu beobachtenden Abweichungen der Sphäre von der Kugelgestalt stets von einer entsprechenden Umformung des Centrosoms begleitet zu sein, während sie auf die Centriolen ohne Einfluß sind. Ein im Mittelpunkt der Sphäre liegender Körper, der zu erheblicher Abweichung von der Kugelgestalt befähigt ist, dürfte sonach immer das Centrosom sein. —

In vielen Fällen wird die oben beschriebene Centroplasma-Abstoßung und die Art der Teilung für die Centrosomnatur beweisend sein, wie ja auch der Nachweis eines in das eine Körperchen eingeschlossenen kleineren die Wertigkeit beider ergibt. Ueberhaupt wird sich in Fällen, wo das Schicksal der fraglichen Bildungen von einer Teilung zur nächsten in allen Phasen verfolgt worden ist, selten ein Zweifel erheben können. Wo aber die Ungunst des Objekts nur einzelne Stadien zur Beobachtung kommen läßt, sollte man sich der Aufstellung allgemeiner Gesetze enthalten.



Betrachtet man von den angeführten Gesichtspunkten aus die Centralgebilde, die in den Zellen von Wirbeltieren beschrieben worden sind, so kann man für die meisten fast mit Sicherheit behaupten, daß es Centrosomen, nicht Centriolen, sind. Ich citiere die Abbildungen FLEMMING's (40, Taf. XIV) und M. HEIDENHAIN's (53, Taf. X, Fig. 9, 12, 13, 14 u. a.) von Leukocyten des Salamanders, ferner die Fig. 50 (Taf. XI) bei KOSTANECKI und SIEDLECKI (73) von einem Leukocyten des Proteus, die Abbildungen von M. HEIDENHAIN und TH. COHN (57) von verschiedenen Zellenformen des Entenembryos, von M. HEIDENHAIN (55) von embryonalen roten Blutkörperchen der Ente, die Bilder LENHÖSSÉK's (75, Taf. I, Fig. 19—27) von interstitiellen Zellen aus dem Hoden des Katers, sowie zahlreiche Abbildungen von MEVES (81, Taf. IV) von ruhenden oder zur Teilung sich vorbereitenden Spermatocyten des Salamanders.

Vergleicht man die in den genannten Figuren von zumeist ruhenden Zellen dargestellten Centralgebilde in Rücksicht auf ihre Größe mit den Centrosomen von ruhenden oder soeben zur Teilung sich anschickenden Ascaris-Blastomeren (Fig. 92—97, Taf. VII), so wird man sie entschieden als Centrosomen, und zwar die meisten als große Centrosomen, die der roten Blutkörperchen des Entenembryos sogar als außergewöhnlich große bezeichnen müssen. Und wenn manche Autoren glauben, diese Körperchen könnten nicht meinen Centrosomen entsprechen, weil sie so klein seien, so erlaube ich mir demgegenüber auf meine früheren Abbildungen von Eiern und Blastomeren von Ascaris (13, Fig. 29, 32, 34, 74, 86) zu verweisen, wo die Centrosomen ungefähr die gleiche relative Größe haben, ja eher kleiner sind, als in den Abbildungen der genannten Autoren. Ein Unterschied liegt, soweit sich dies gegenwärtig übersehen läßt, nur darin, daß die Centrosomen in den aufgeführten Zellen der Wirbeltiere bei der Mitose nicht oder nur wenig zu wachsen, ja manche sich sogar zu verkleinern scheinen, während ich bei Ascaris ein sehr starkes Wachstum hatte konstatieren können. Daß dieses Wachstum wirklich stattfindet, davon werden meine neuen Abbildungen und die vielen Bestätigungen an anderen Objekten nunmehr keinen Zweifel mehr bestehen lassen. Es verhält sich eben nicht ein Objekt wie das andere.

Ist es richtig, daß sich viele der namhaft gemachten Angaben über die Cytocentren in Wirbeltierzellen auf Centrosomen beziehen, so dürfte erwartet werden, daß diese Körperchen als cen-

trale Differenzierung ein Centriol enthalten. Diese Möglichkeit wird von M. HEIDENHAIN aufs bestimmteste bestritten, ja er erklärt es als ganz irrtümlich (55, S. 246), eine weitere Zusammensetzung seiner Centrankörper auch nur zu vermuten. „Sie sind wahre histologische, morphologisch nicht mehr teilbare Einheiten.“ Es dürfte genügen, HEIDENHAIN's Beweise aufzuzählen, um zu zeigen, welches Gewicht ihnen zukommt. Abgesehen davon, daß er an seinen Objekten und mit seinen Darstellungsmitteln eine weitere Zusammensetzung der Centrankörperchen nicht zu erkennen vermag, sind für ihn folgende Gründe maßgebend:

- 1) weil sie drehrund sind — wie die Himmelskörper;
- 2) weil ihre Größe in bestimmte enge Grenzen fällt — wie z. B. die des Menschen;
- 3) wegen ihrer vollkommenen Analogie mit ähnlichen histologischen Einheiten, wie den Chromatinkügelchen ALTMANN's — deren morphologische Einheit, vorausgesetzt, daß sie nicht überhaupt artificielle Bildungen sind, ebenso problematisch ist;
- 4) wegen der merkwürdigen Art, wie sie durch Knospung aus einem unbestimmbaren kleinen Anfang hervorwachsen — wie alle Knospen, die an irgend einem organischen Körper entstehen.

## Kapitel V.

### Ueber das Verhältnis der Centrosomenteilung zur Zellteilung.

Die reguläre Kern- und Zellteilung wird vorbereitet durch eine Figur, die aus zwei monocentrischen Radiensystemen besteht, welche die Elemente des Kernes in einer äquatorialen Platte zwischen sich fassen. Alle Abweichungen von dieser dicentrischen Anordnung, sei es daß die Figur nur aus einem Radiensystem oder daß sie aus mehr als zweien besteht, führen zu einer unregelmäßigen Verteilung der Kernelemente und entweder überhaupt nicht zu einer Zellteilung, oder zur Bildung von Tochterzellen, die nicht die typische Zahl von Chromosomen enthalten<sup>1)</sup> und in vielen Fällen auch in Bezug auf ihre Zell-

1) Ueber die Frage, warum mehrpolige Teilungsfiguren als pathologisch zu bezeichnen sind, vgl. 13, S. 178 ff.

substanz anders beschaffen sind, als wenn sie durch Vermittelung einer dicentrischen Figur gebildet worden wären. Alle diese Fälle mit uni- oder mehr als bipolaren Teilungsfiguren sind daher als Abnormitäten zu bezeichnen, was auch durch unsere Erfahrungen über die Schicksale derartiger Zellen bestätigt wird. Multipolare Mitosen kommen reichlich nur bei degenerativen oder direkt pathologischen Prozessen (in Geschwülsten) vor, deren Endresultat an der krankhaften Beschaffenheit der Zellen keinen Zweifel läßt; und wo man, wie bei Seeigeln, die Entwicklung von Eiern verfolgen kann, in denen auf irgend eine Weise mehrpolige Teilungsfiguren entstanden waren, zeigt sich, daß niemals eine Larve daraus hervorgeht.

Das hier vorliegende Problem ist also dieses: Wodurch ist die zu normaler Teilung notwendige Bipolarität der Teilungsfigur bedingt?

Nachdem ältere Vorstellungen, wie die einer Bestimmung der Polzahl durch die Beschaffenheit des Kernes, speciell durch seine Größe, als ausgeschlossen bezeichnet werden können<sup>1)</sup>, sind, falls die Erzeugung der karyokinetischen Radiensysteme überhaupt an spezifische Gebilde der Zelle gebunden ist, von vornherein drei Möglichkeiten denkbar:

1) Ein zuerst einfaches Gebilde (Centrosom) teilt sich zufolge der ihm innewohnenden Eigenschaften aktiv in 2 Körperchen, welche durch den Einfluß, den sie auf die Zelle ausüben, zu den Polen der Teilungsfigur werden. Indem um jeden Pol eine Tochterzelle entsteht, ist in dieser zunächst wieder ein einfaches Centrosom vorhanden, das sich in gleicher Weise zweiteilt.

2) Ein zuerst einfaches Gebilde (Centrosom) wird durch entgegengesetzt auf dasselbe einwirkende Spannung (Radienspannung), die durch irgend eine zweistrahlige Struktur des Zellkörpers bedingt ist, passiv in zwei Stücke auseinandergezogen, von denen jedes einen Pol darstellt. Wie bei der sub 1) aufgestellten Möglichkeit beginnt die Tochterzelle ihre Existenz mit einem Centralgebilde, das durch einen in der neuen Zellstruktur bedingten zweiseitigen Zug wieder in zwei gespalten wird.

3) Es ist eine Einrichtung vorhanden, welche bewirkt, daß die Sphären-erzeugenden Gebilde (Centralkörper), deren Zahl eine

---

1) Natürlich gilt dies nicht für jene Kerne — „Centronuclei“ — die das Aequivalent der Centrosomen in sich enthalten. Hierüber im Kapitel VII, b.



beliebige ist, aber mindestens zwei betragen muß, an zwei Stellen — den Polen der Teilungsfigur — angesammelt werden. Diese Körperchen müssen sich zwar vermehren, damit immer die nötige Minimalzahl von zweien vorhanden ist; eine direkte Beziehung dieser Vermehrung zu der der Zelle besteht jedoch nicht.

Die erste und zweite dieser Möglichkeiten haben gemein, daß ein zuerst einfacher Körper (Centrosom) vorhanden ist, der aktiv oder passiv in zwei zerfällt. Der zweiten und dritten ist gemeinsam, daß die Bipolarität der Teilungsfigur nicht durch eine Eigenschaft der Centrosomen, sondern des Protoplasmas bewirkt wird. Alle drei Möglichkeiten sind vertreten worden; mich selbst haben meine Erfahrungen von Anfang an zu dem Ergebnis geführt, daß die erste in der Natur verwirklicht ist, die zweite hat einen Verteidiger in C. RABL gefunden, eine nicht ganz klare Mischung der zweiten und dritten charakterisiert den Standpunkt M. HEIDENHAIN'S.

#### a) Eigene Auffassung.

Wenn ich zunächst meine eigene Auffassung näher auseinandersetze, so möge ein kurzer Rückblick auf meine früheren Äußerungen in dieser Frage gestattet sein. Nachdem ich bei *Ascaris megalocephala* die Persistenz des Spindelpolkkörperchens in der Tochterzelle und dessen Zweiteilung entdeckt hatte, durch welchen Vorgang die für die nächste Teilung bestimmten Polkörperchen (Centrosomen) gebildet werden, habe ich (11) in Uebereinstimmung mit VAN BENEDEN<sup>1)</sup> die Zweiteilung des Centrosoms als die Ursache für die Zweiteilung der Zelle in Anspruch genommen und in Zusammenfassung der Darlegungen, wonach sowohl die Kern- wie die Zellteilung eine Funktion der Centrosomen sei, den Satz aufgestellt (S. 153): „Das Centrosoma repräsentiert das dynamische Centrum der Zelle; durch seine Teilung werden die Centren der zu bildenden Tochterzellen geschaffen, um die sich nun alle übrigen Zellbestandteile symmetrisch gruppieren.“ Dabei wurde das Centrosoma als Erregungscentrum

---

1) Es ist aus der Darstellung von VAN BENEDEN und NEYT nicht zu ersehen, ob sie an eine aktive oder passive Teilung des Centrosoms gedacht haben. Nach der ganzen Auffassung VAN BENEDEN'S ist das letztere wahrscheinlicher.

der Astrosphären betrachtet, und das Auftreten der bei der Zellteilung und Befruchtung zu beobachtenden Radiensysteme in folgender Weise beurteilt (S. 156): „Wo in einer Zelle eine Strahlensonne im Protoplasma vorliegt, da ist dieselbe verursacht durch ein spezifisches Körperchen von den oben dargelegten Eigenschaften: ein Centrosoma. Doppelte oder mehrfache Strahlungen in einer Zelle haben entweder darin ihren Grund, daß von Anfang an 2 oder mehrere solche Körperchen vorhanden sind, oder darin, daß das oder die ursprünglich vorhandenen sich geteilt haben“<sup>1)</sup>.

Den gleichen Standpunkt wie damals habe ich im Jahre 1895 (17) wieder vertreten und noch näher ausgeführt. Meine Ergebnisse sind dort in den Satz zusammengefaßt (S. 68), „daß das Centrosoma ein vollkommen und stets selbständiges Gebilde ist, das sich — vielleicht die Befruchtung ausgenommen — niemals mit anderen seinesgleichen vereinigt oder zu einer höheren Einheit verbindet; des weiteren, daß die normale Vermehrung der Centrosomen überall durch fortgesetzte Zweiteilung geschieht, mag nun das gesetzmäßige Eintreten der Zellteilung jedes Tochtercentrosom einer neuen Zelle zuweisen oder Unterdrückung der Zellteilung alle jeweils bestehenden Centrosomen in einer Zelle zusammenhalten; und endlich, daß die Fortpflanzung des Centrosoma im strengsten Verhältnis steht zur Teilung der Zelle, der Art, daß bei jeder normalen karyokinetischen Zellenvermehrung auf jede Teilung der Zelle zunächst in der Einzahl zukommenden Centrosoms eine Teilung der Zelle folgt“.

Diese Sätze ruhen einerseits auf der Feststellung der normalen Geschehnisse, die sich von einem Spindelpol zu den beiden Polen der nächsten Mitose beobachten lassen, andererseits auf der Analyse mehrpoliger Teilungsfiguren nach Entstehung und Schicksal. Ueber die erstere dieser beiden Grundlagen ist nach dem, was die vorigen Kapitel enthalten, nicht viel zu sagen. Doch sei hier noch auf die nun bald unübersehbare Litteratur hingewiesen, in der für die verschiedensten Zellen in den Sphären zuerst ein, dann 2 Körperchen beschrieben werden, deren jedes wieder zu einem neuen Pole wird. Ob die beschriebenen Körperchen im einzelnen Falle die Centrosomen oder Centriolen sind, ist gleichgiltig;

---

1, Ausführlichere Darlegungen finden sich in den Zellen-Studien, Heft 2, Jena 1888.

darüber kann kein Zweifel sein, daß die reguläre Folge bipolarer Figuren mit einer Zweiteilung ihrer Centralgebilde parallel geht. Hierzu möchte ich sodann aus meiner eigenen Erfahrung — und diese ist eine ziemlich beträchtliche und vielseitige — noch bemerken, daß ich niemals in einer jungen Sphäre mehr als ein Centrosom mit einem Centriol gefunden habe; des weiteren, daß mir niemals ein Fall vorgekommen ist, wo an Stelle eines Doppelcentrosoms ein drei- oder mehrteiliges vorgelegen hätte. Und wenn ich es auch für fast sicher halte, daß pathologischer Weise solche simultane Mehrteilungen vorkommen, so zeigt doch die Einhelligkeit jener Beobachtungen an nachweislich normalen Zellen, daß der Zweiteilung der Zelle Zweiteilung des Centrosoms entspricht.

In dem Gesagten ist eigentlich schon enthalten, daß auf jede Centrosomenteilung normaler Weise eine Zellteilung trifft. Diese prinzipiell höchst wichtige Thatsache zeigt sich am durchsichtigsten in jenen Fällen (*Ascaris*-Blastomere), wo die Zelle bei der Abschnürung von ihrer Schwesterzelle ein Centrosom in Gestalt des Spindelpolkkörperchens erhält, worauf dieses sich nach einiger Zeit zweiteilt und die so entstandenen 2 neuen Centrosomen durch ihre Einwirkungen auf Protoplasma und Kern eine neue bipolare Figur hervorrufen. In Abhängigkeit davon erfolgt dann die Zweiteilung der Zelle, womit wir wieder zu unserem Ausgangspunkt zurückgekehrt sind.

Dieser Verlauf kann insofern modifiziert sein, als zur Zeit, wo sich die beiden Schwesterzellen von einander abschnüren, in jeder das Polkörperchen schon geteilt ist, so daß die Zelle ihre selbständige Existenz bereits mit 2 Centrosomen beginnt. Besonders ausgeprägte Fälle dieser Art bieten das Ei der Forelle (HENNEGUY, 58) und das von *Thalassema* (GRIFFIN, 48). Noch ehe sich eine Spur einer Einschnürung des Zellkörpers zeigt, haben sich hier in jedem Pole 2 Tochtercentrosomen gebildet, von denen jedes in der noch fortbestehenden alten Astrosphäre seine eigene schwache Strahlung zu erzeugen beginnt. Derartige Fälle sind von einem großen Interesse für das Problem der Zellteilungsmechanik; an der Richtigkeit der von mir aufgestellten Sätze ändern sie nichts. Sie zeigen nur, daß die durch die dicentrische Figur bedingte Bipolarität der Mutterzelle, welche zur Durchtrennung des Protoplasmas führt, etwas länger bestehen bleiben kann als die beiden Centren, so daß deren Teilung auf jene Verfassung noch nicht sogleich umgestaltend einwirkt. Das Wichtige ist, daß auch in



diesen Fällen die neue Zelle auch in der Folge nie mehr als zwei Centrosomen enthält. Denn ehe diese sich so weit entwickelt haben, um sich wieder zu teilen, ist auch bereits der Kern wieder aus seiner Ruhe zurückgekehrt und eine neue karyokinetische Figur entstanden.

Ich bin zu diesen Darlegungen genötigt, um den Mißverständnissen zu begegnen, denen meine früheren Erörterungen (17) ausgesetzt waren. Ich habe damals gesagt (S. 63), daß das Centrosoma der entstehenden Zelle in der Einzahl zukommt, und habe dies mit Rücksicht auf Objekte, wie das Forellen-Ei, dahin näher bestimmt, daß man „als den Moment der Entstehung einer Tochterzelle sehr wohl das Stadium ansehen könne, wo die Centrosomen, von ihren Radiensystemen umgeben, durch deren Vermittlung mit je einer Hälfte der sich teilenden Chromosomen in Verbindung getreten sind, und damit genau bestimmt ist, was jeder Tochterzelle an essentiellen Bestandteilen zukommen wird“. Wenn daher M. HEIDENHAIN (55, p. 251) erklärt, jene Forderung, daß die entstehende Zelle nur ein Centrosom besitze, beruhe auf einer *Petitio principii*, indem „in den Erläuterungen so ungefähr erklärt werde, daß, wenn das „Centrosom“ sich teile, auch die Zelle schon virtuell geteilt sei“, so liegt dieser Behauptung nur eine sehr grobe, bei HEIDENHAIN freilich nicht ungewöhnliche Entstellung meiner Ausführungen zu Grunde<sup>1)</sup>; denn nicht eine Phase aus der Vermehrung des Centrosoms habe ich als den Zeitpunkt bezeichnet, wo über die Entstehung der Tochterzellen entschieden sei, sondern eine Phase aus der Teilung der Zelle, indem thatsächlich auf dem Stadium der Aequatorialplatte der Bereich und Kernbestand einer jeden Tochterzelle genau bestimmt ist. Bis zu dieser Zeit aber enthält, soweit wir wissen, jeder Pol normaler Weise nur ein Centrosom.

Nach wie vor halte ich demnach meine frühere Formulierung den Thatsachen für völlig entsprechend: daß das Centrosoma der entstehenden Zelle in der Einzahl zukommt, indem eben diese Einheit es ist, welche bewirkt, daß sich eine neue Zelle um sie bildet. Oder ganz allgemein, daß die Zweiteilung der Zelle durch die Zweiteilung des Centrosoms bedingt wird.

---

1) An Stelle meines Satzes (S. 64), daß in einer normalen Zelle nicht mehr als zwei Centrosomen vorhanden sein dürfen, schiebt mir HEIDENHAIN (S. 250) die Behauptung unter, „eine normale Zelle dürfe eigentlich nur ein Centrosoma besitzen“.

Ich bemerke jedoch, daß der Satz: das Centrosom kommt der entstehenden Zelle in der Einzahl zu, unter Umständen könnte aufgegeben werden müssen, ohne daß dabei das Wesentliche in meiner Auffassung berührt würde. Ich habe schon oben darauf hingewiesen, daß wir nicht wissen, worauf die Erzeugung und vor allem die Umbildung der Strahlensysteme beruht. Es wäre nicht völlig undenkbar, daß ein einmaliger Anstoß genügen könnte, sie hervorzubringen, und daß sie als in sich selbst ruhende Bildungen alle weiteren Umwandlungen, die zur Teilung von Kern und Protoplasma nötig sind, ohne Einwirkung eines Centralgebildes durchlaufen könnten. Dann könnte das Centrosom, vorausgesetzt, daß seine beiden Hälften zunächst inaktiv bleiben, sich schon in der neu gebildeten Sphäre teilen. Das Wesentliche an meiner Auffassung ist nur dieses, daß die Herstellung von gerade zwei Punkten, an denen die Erzeugung von Radiensystemen veranlaßt wird, die Folge einer aktiven Zweiteilung eines vorher in der Einzahl vorhandenen Gebildes, d. h. ausschließlich eine Funktion der Centrosomen selbst ist, und daß keine sekundären Einflüsse von Seiten der Zelle vorhanden sind, welche diese zum normalen Verlauf der Zellteilung nötige Bipolarität bewirken. Ob die fragliche Centrosomen-Zweiteilung bereits lange vollzogen ist, ehe sie zu einer Wirkung auf die Zellsubstanz kommt, oder ob sie der neuen bipolaren Anordnung der Zellsubstanz unmittelbar vorausgeht, ist irrelevant. Auch im ersteren Falle würde jede Zellteilung auf einer ihr vorausgehenden und zu ihr gehörenden Centrosomen-zweiteilung beruhen.

Diese aus dem normalen Verlauf geschöpfte Auffassung wird nun aufs vollkommenste bestätigt, ja meines Erachtens als die einzig mögliche bewiesen durch die Zustände, welche in Zellen eintreten, die bei ihrer Entstehung eine Ueberzahl von Centrosomen erhalten haben. Wir kennen bisher zwei Modi, wie dieser Fall eintreten kann: 1) durch Polyspermie, 2) durch Unterdrückung einer oder mehrerer Zellteilungen bei ungestörtem Ablauf der inneren Vorgänge.

Betrachten wir zuerst die Polyspermie-Erscheinungen, wie sie vor allem für das Seeigel-Ei festgestellt sind, so ist schon seit den grundlegenden Untersuchungen von FOL (42) und O. und R. HERTWIG (60, 66) bekannt, daß in Eiern, in welche 2 oder mehr Spermatozoen eingedrungen sind, vier- oder mehrpolige Teilungsfiguren entstehen. O. und R. HERTWIG (66, p. 155) glaubten

diese Thatsache dadurch erklären zu können, daß bei der Vereinigung zweier Spermakerne mit dem Eikern der erste Furchungskern wesentlich mehr Masse besitzt als bei normaler Befruchtung; sie hielten es für „denkbar, daß eine gewisse Größenzunahme des Kernes allein schon ausreicht, Vierteilung zu erzeugen, gleichgültig ob dieselbe durch abnormes Wachstum oder durch Aufnahme eines zweiten Spermatozoon veranlaßt wurde“.

Diesen Anschauungen setzte ich, nachdem ich inzwischen bei *Ascaris* die Individualität der Centrosomen und ihre Vermehrung durch Zweiteilung erkannt hatte, die andere Erklärung gegenüber, daß jedes Spermatozoon ein Centrosom ins Ei einführt, welches sich nach einiger Zeit teilt. Hieraus ergaben sich auf die Polyspermieerscheinungen folgende Schlüsse (11, S. 158): „Ist es . . . richtig, daß bei der normalen Befruchtung das Centrosoma des eingeführten Spermatozoons sich nach einer bestimmten Zeit in zwei solche Körperchen teilt, welche, indem sie sich von einander entfernen, die einfache Strahlung in eine doppelte überführen, so muß auch bei der polyspermen Befruchtung nach Ablauf der gleichen Zeit an Stelle jeder einfachen Strahlung eine doppelte vorhanden sein, also doppelt so viele Strahlensonnen als Spermatozoen eingedrungen sind. Diese Forderung scheint durch die Untersuchungen FOL's und der Brüder HERTWIG vollkommen bestätigt zu werden. Gelangen 2 Spermakerne, jeder mit seiner Strahlung ausgestattet, zur Verschmelzung mit dem Eikern, so entsteht stets eine karyokinetische Figur mit vier Polen, während jeder nicht zur Kopulation gelangende Spermatozoonkopf für sich allein eine zweipolige Figur, einen Spermaamphiaster erzeugt.“

Daß diese Erklärung richtig war, daran kann heute kein Zweifel mehr bestehen. Es ist hier also ausschließlich die Zweiteilung der ursprünglich vorhandenen Centrosomen, wonach sich die Zahl der Pole bestimmt.

Völlig übereinstimmend hiermit sind die Ergebnisse bei Unterdrückung der Zellteilung, die auf verschiedene Weise bewirkt werden kann. Auch hier verdanken wir den Untersuchungen von O. und R. HERTWIG die ersten wichtigen Thatsachen. Die beiden Forscher vermochten dadurch, daß sie normal befruchtete Seeigel-Eier, die kurz vor der Teilung standen, auf einige Zeit in Chinin- oder Chlorallösung brachten, die Durchschnürung des Protoplasmas zu verhindern. Die Teilungsfigur bildete sich zurück und das gesamte Chromatin vereinigte sich schliesslich wieder in einem einzigen ziemlich großen Kern. Wenn



nun die gelähmte Teilungsfähigkeit wieder erwachte, zeigten sich um diesen Kern vier Pole und es entstanden verschiedene Typen vierpoliger Teilungsfiguren. Auch diese Thatsachen wurden von den Brüdern HERTWIG in der bei dem damaligen Stand unserer Kenntnisse nächstliegenden Weise gedeutet (S. 153), „daß der Kern in seinen Umgestaltungen aufgehalten wird und sich wesentlich verspätet teilt; in der Zwischenzeit hat er sich aber durch Substanzaufnahme vergrößert, wodurch es ihm ermöglicht wird, sich direkt in 4 Stücke zu teilen.“ — Die Erkenntnis der Individualität der Centrosomen verlangte auch hier eine andere Deutung welche ich 1888 (13, S. 187) gegeben habe: „Durch die Einwirkung von Chinin und Chloral wird zwar der Einfluß der Centrosomen auf Protoplasma und Kern gelähmt; wie aber das Wachstum der Kernsubstanz ungestört fortschreitet, so geht auch die Entwicklung der Centrosomen ungehindert ihren Gang, und so erleiden diese beiden Körperchen schon im ungeführten Ei die Teilung, welche bei nicht aufgehobener Einwirkung derselben auf Kern und Protoplasma erst in den beiden Furchungszellen eintreten würde. So sind, wenn nach dem Erlöschen der Chinin- und Chloralwirkung die Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Zellenorganen wieder hergestellt sind, 4 Centrankörperchen vorhanden, die nun zur Entstehung einer entsprechenden Teilungsfigur Veranlassung geben müssen.“

Auch die Richtigkeit dieser Erklärung ist heute nicht mehr zweifelhaft. Ich habe selbst seither durch Einwirkung sowohl von Druck wie von Kälte Zellteilungen unterdrückt und die entstehenden Folgezustände studiert. Einiges hiervon habe ich bereits kurz mitgeteilt (19), eine ausführlichere Darstellung wird in anderem Zusammenhang erfolgen. Bei diesen Versuchen zeigte sich ausnahmslos, daß die Zahl der Pole bei jeder neuen Teilung oder jedem neuen Teilungsversuch doppelt so groß ist als die Zahl derjenigen, die bei der letzten Teilung (Teilungsversuch) in die betreffende Zelle zu liegen kamen.

Der reinste Fall dieser Art ist aber der, den ich gleichfalls an Seeigel-Eiern festgestellt habe (19), wo infolge einer Abnormität bei der ersten Teilung alles Chromatin in die eine Blastomere gerät, während die andere nur ein Centrosoma enthält. Die kernhaltige Blastomere furcht sich ungestört weiter, die kernlose ist nicht zur Teilung befähigt<sup>1)</sup>. Nichtsdestoweniger kommt es hier

1) Auf gewisse Differenzen dieses Befundes von einem ähnlichen, den ZIEGLER (109) seither gemacht hat, werde ich an anderer Stelle zu sprechen kommen.

zu einer ganz regelmäßigen Vermehrung der Centrosomen von 1 auf 2, von 2 auf 4, von 4 auf 8 u. s. w., ganz so wie in dem kernhaltigen Teil, nur daß in diesem letzteren auf jede Centrosomenteilung eine Zellteilung folgt und somit jede der jeweils vorhandenen Zellen nie mehr als 2 Centrosomen enthalten kann.

Die volle Uebereinstimmung dieses Verhaltens mit meiner Auffassung ist ohne Weiteres klar; was sich aus demselben gegen die sonst aufgestellten Ansichten ergibt, soll bei der Erörterung dieser Hypothesen, zu der ich jetzt übergehe, zur Sprache kommen.

#### b) RABL's Hypothese.

Die oben schon kurz erwähnte Auffassung RABL's, die sich in dem III. Teil der Abhandlung über den Bau und die Entwicklung der Linse (89) zusammengefaßt findet, kann ich am besten mit des Autors eigenen Worten wiedergeben. RABL erklärt (S. 119), es sei „nichts weniger als selbstverständlich, daß sich eine Zelle unter normalen Umständen immer nur in 2 Zellen teilt. „Die Thatsache wird aber verständlich, wenn man annimmt, daß die Fäden der Filarmasse oder die Gerüstbalken des Zelleibes, oder wie wir uns sonst ausdrücken wollen, von zwei Seiten her in gleicher Stärke an das Centrosoma angreifen. Bei dieser Anordnung wird es verständlich, warum sie, wenn sie sich kontrahieren, das Centrosoma nach zwei Richtungen auseinanderziehen und damit auch die Zweiteilung des Zellkerns einleiten. Den Grund der Zweiteilung sehe ich also in der Organisation der Zelle: diese Organisation kann, wenn sie eine Zweiteilung bewirken soll, nur eine bilateral-symmetrische<sup>1)</sup> sein. Wird die bilaterale Symmetrie gestört, greifen die Gerüstbalken nicht mehr von 2, sondern von 3 oder mehr Seiten in gleicher Stärke an das Centrosoma an, so werden sogenannte pluripolare Teilungsfiguren die notwendige Folge sein“.

Was also nach meiner Anschauung in der Konstitution des Centrosoms begründet ist, verlegt RABL in die Konstitution des Zellkörpers. Gründe für diese Annahme liegen, soweit ich sehen kann, nicht vor. Denn erstens ist von einer Zellenorganisation,

---

1) RABL's Vorstellungen verlangen nicht notwendig eine bilateral-symmetrische Organisation der Zelle. Auch geht aus seinen weiteren Ausführungen hervor, daß er unter bilateraler Symmetrie das versteht, was man in der Promorphologie als zwei-strahlige Symmetrie bezeichnet.

wie sie RABL verlangt, nichts bekannt; ist ja doch seine bilaterale Symmetrie etwas lediglich seiner Hypothese zu Liebe Angenommenes. Damit leugne ich natürlich nicht, daß es zweistrahlig- und bilateral-symmetrische Zellen giebt; allein dieser geometrischen Zellen-symmetrie entspricht, wo sie überhaupt vorhanden ist, durchaus nicht immer die Teilungsrichtung des Centrosoms, so daß die von RABL postulierte Symmetrie mit dieser sichtbaren gar nichts zu thun hätte. Zweitens aber ist durch den Nachweis, daß die dicentrische Fadenanordnung nicht durch Spaltung aus der mono-centrischen entsteht, sondern eine Neubildung ist, der Voraussetzung eines auf das Centrosoma von zwei Seiten einwirkenden Zuges jeder Boden entzogen.

Positiv aber spricht gegen die Hypothese RABL's schon der Vorgang der Centrosomenteilung an und für sich. Wenn ein Körper durch entgegengesetzt gerichteten Zug passiv zerissen wird, so muß dies unter ganz charakteristischen Formveränderungen vor sich gehen, von denen uns die Centrosomenteilung nirgends etwas zeigt. Vor allem aber ist hier von Wichtigkeit, daß die Teilung des Centrosoms durch einen in seinem Innern sich abspielenden Vorgang eingeleitet wird, zu einer Zeit, wo dieses Körperchen meist noch völlig kugelig ist: durch die Teilung des Centriols. Dieser Prozeß ist schon deshalb von jedem Radienzug ausgeschlossen, weil die Radien nicht bis an das Centriol heranreichen. Sollte man aber unsichtbare Fortsetzungen der Astrosphärenradien sich bis an dieses Körnchen erstrecken lassen, so erfolgt doch, wie oben gezeigt wurde, seine Teilung so unabhängig von den Zellenachsen und in so schlagendem Gegensatz zu der Symmetrie der Astrosphäre, daß eine mechanische Abhängigkeit dieser Teilung von der Zellenstruktur ausgeschlossen ist. Da nun die Individualisierung der beiden Tochtercentrosomen aus dem Centroplasma des Muttercentrosoms um die beiden Centriolen erfolgt, so ist damit auch die Verdoppelung des Centrosoms als unabhängig von der Zellstruktur erwiesen.

Ebenso steht der RABL'schen Hypothese alles entgegen, was wir von pluripolaren Mitosen wissen. Ich habe oben dargelegt, wie solche entstehen können; in allen diesen Fällen hat sich gezeigt, daß die Centrosomen sich genau so durch Zweiteilung vermehren, wie in normalen Zellen, und daß die Mehrpoligkeit auf Störungen bei der Bildung der betreffenden Zellen: Vereinigung von mehr als zweien bei der Befruchtung oder Vereinigtbleiben von Schwesterzellen, beruht. Allerdings möchte ich selbst bezweifeln, daß alle



pluripolaren Figuren in dieser Weise entstehen; vor allem die nicht selten beobachteten dreipoligen Figuren dürften vermutlich auf eine simultane Dreiteilung des Centrosoms zurückzuführen sein, wofür ja bei HEIDENHAIN (55, S. 261) Anhaltspunkte vorliegen<sup>1)</sup>. Warum eine solche simultane Mehrteilung eintritt, bleibt nach meiner Theorie dunkel, wie ja auch die normale Zweiteilung des Centrosoms oder die der Chromosomen und überhaupt jede aktive Teilung eines organischen Gebildes wohl unter Umständen um eine Stufe zurückverlegt werden kann, ihrem letzten Grunde nach jedoch unerklärbar ist. Jedenfalls aber leistet die RABL'sche Hypothese, daß simultane Mehrteilung des Centrosoms durch Störung in der Symmetrie der Zelle bedingt sei, ganz abgesehen von allem, was sonst gegen diese passive Zerlegung spricht, nicht im geringsten mehr. Denn wenn man eine Umbildung der zweistrahligigen Zellsymmetrie in eine dreistrahligige supponieren will, kann man ebenso gut eine entsprechende Umstimmung in der Centrosomen- oder Centriolenstruktur annehmen. Im übrigen hat aber auch hier die RABL'sche Hypothese alle positiven Befunde gegen sich. Man mag Seeigel-Eier und Blastomeren in irgend eine Form bringen — es lassen sich in dieser Beziehung, wie ich anderwärts zeigen werde, sehr mannigfaltige Störungen erzielen — an der Zweiteilung der Centrosomen ändert sich dabei nichts.

Damit dürfte diese Anschauung als in jeder Beziehung unbegründet nachgewiesen sein.

Wende ich mich nun zu der dritten Möglichkeit, daß beliebig viele „Centralkörper“ auf zwei Punkte verteilt und so zu den Polen der mitotischen Figur werden, so müssen hier noch zwei Modalitäten unterschieden werden. Entweder die zahlreichen Körperchen sind in einen einheitlichen Körper eingelagert, der sich aktiv oder passiv zweiteilt, oder sie sind selbständig, und es bestehen zwei vorausbestimmte Punkte in der Zelle, an denen sie

---

1) HEIDENHAIN spricht (S. 258) von der „BOVERI'schen uneingeschränkten Vorstellung von einem Organ, dem „Centrosoma“, das ein für allemal mit der Fähigkeit der Zweiteilung ausgestattet sein soll“. Er nimmt es hier, wie gewöhnlich, nicht genau mit dem, was ich gesagt habe. Denn sowohl S. 64 wie S. 68 (17) habe ich betont, daß die normale Vermehrung der Centrosomen durch Zweiteilung geschieht, womit als Abnormität das Vorkommen einer simultanen Mehrteilung zugegeben ist.

sich ansammeln. Was diese letztere Möglichkeit anlangt, so genügt es, zu ihrer Widerlegung die Erscheinungen der Polyspermie anzuführen. Ist in der Zelle eine Bipolarität vorhanden, welche die vorhandenen Centrosomen an zwei Punkten ansammelt, so müssen die 4 Centrosomen, die bei der Dispermie auftreten, gleichfalls auf diese zwei Punkte lokalisiert werden. Daß dies nicht der Fall ist, mag noch etwas näher an einem bestimmten Objekt, dem *Ascaris*-Ei, erläutert werden, welches für diese Frage besonders geeignet ist. Das sich furchende *Ascaris*-Ei besitzt eine im lebenden Zustande sehr deutliche Heteropolie, die vor allem durch die einseitige Anhäufung des Dotters bedingt ist. Schon zur Zeit, wo die Vorkerne im Ruhezustande neben einander liegen, ist dieses Verhalten erkennbar. Die Stellung der Centrosomen der ersten Furchungsspindel wird durch diese Heteropolie des Eies bestimmt, die Achse der fertigen Spindel fällt mit der Eiachse zusammen. Im dispermen Ei ist, wie ich feststellen konnte, die Dotterverteilung genau die gleiche; man kann ein lebendes dispermes *Ascaris*-Ei von einem monospermen nach der Protoplasma-Beschaffenheit nicht unterscheiden. Wenn also im normal befruchteten Ei der eine Pol in die dotterreiche, der andere in die dotterarme Hälfte des Eies zu liegen kommt, so müßten nach der obigen Annahme auch im disperm befruchteten Ei nur zwei Pole an den gleichen Stellen zu finden sein. Thatsächlich aber treten stets 4 annähernd äquidistante Pole auf, von denen in allen von mir beobachteten Fällen 2 die typische Lage haben, die 2 anderen mit ihrer Verbindungslinie senkrecht zur Eiachse orientiert sind.

So bleibt also als letztes noch die Annahme einer Einlagerung oder Zusammenfügung der in beliebiger Zahl vorhandenen Körperchen zu einem größeren Körper übrig. Soll ein derartiges Konglomerat ein Gefolge normaler Mitosen garantieren, so muß es sich durch Zweiteilung vermehren, und auf jede solche Verdoppelung muß eine Zellteilung treffen. Damit haben wir aber im Prinzip die oben sub 1 und 2 aufgeführten Verhältnisse; das Gesamtgebilde entspricht dem Centrosom, die zahlreichen „Centralkörper“ aber sind Inhaltskörper oder durch besondere Beschaffenheit unterschiedene Unterabteilungen desselben. Das Wesentliche an dem Verhältnis eines solches Gebildes zur Zellteilung ist auch hier seine Zweiteilung, und da diese nach dem, was oben gegenüber der RABL'schen Hypothese auseinandergesetzt worden ist, keine passive sein kann, eine aktive Zwei-

teilung in meinem Sinn. Die Frage ist hierbei nur noch, ob es solche Gebilde überhaupt giebt, und damit kommen wir zu den von M. HEIDENHAIN vertretenen Vorstellungen.

### C. Die Mikrocentren-Lehre M. HEIDENHAIN's.

Die Objekte, auf die sich HEIDENHAIN bezieht, sind Zellen von Säugetieren: Leukocyten, Riesenzellen des Knochenmarks und Riesenzellen aus einer mesenterialen Lymphdrüse vom Kaninchen. Auf Grund seiner Befunde an diesen Zellen hat HEIDENHAIN seine Mikrocentren-Lehre aufgestellt, deren wesentlicher Inhalt folgendes ist. Ein Centrosoma in meinem Sinne, also ein Körperchen, wie ich es oben für verschiedene Objekte in Uebereinstimmung mit meinen früheren Befunden beschrieben habe, giebt es nicht. In den Sphären finden sich kugelige Körper ohne weitere Struktur<sup>1)</sup>, die über eine bestimmte GröÙe nicht hinausgehen, die „Centralkörper“. Diese vermehren sich durch Knospung, und zwar ohne bestimmte Beziehung zur Zellteilung, so daß nicht nur zwei, sondern auch drei, vier, ja Hunderte neben einander in einer Zelle vorhanden sein können, unter Umständen alle in eine gemeinsame Zwischenmasse eingebettet oder durch zarte Substanzbrücken alle oder in Gruppen mit einander verbunden. Jede solche Gruppe, deren die Zelle eine oder zahlreiche enthalten kann, ist ein Mikrocentrum. Ein solches kann durch den bereits genannten Prozeß der Knospung von einem Centralkörper aus, andererseits aber auch dadurch entstehen, daß viele ursprünglich getrennte Centralkörper zusammenrücken. Eine direkte Beziehung der Vermehrung der Centralkörper zur Zellteilung kann unter diesen Umständen natürlich nicht bestehen (55, S. 257).

Ich habe meine Ansicht über diese Lehre schon früher (17) eingehend dargelegt und verweise bezüglich vieler Einzelausführungen, die ich nicht noch einmal wiederholen will, auf das dort Gesagte. Die Quintessenz meiner damaligen Einwände ist dieses, daß HEIDENHAIN zweierlei ganz verschieden zu beurteilende Bildungen als vollkommen gleichwertig zusammengeworfen hat, nämlich einerseits ein Einzelcentrosoma, andererseits einen Centrosomenhaufen, wie ein solcher nur in abnormen Zellen durch

---

1) Vgl. hierüber das oben S. 127 Gesagte.



Unterdrückungen von Zellteilungen zustande kommen kann. Beides nennt er „Mikrocentrum“, und indem er nun Sätze aufstellen will, die für beides gelten, muß er das Wesentliche an der Vermehrungsweise der Centrosomen ganz ignorieren und eine direkte Beziehung dieser Vermehrung zur Teilung der Zelle leugnen. Betrachtet man die beiden Arten von Mikrocentren als das, was sie sind, so fügen sie sich nach HEIDENHAIN's eigener Darstellung vollkommen den von mir entwickelten und auch im Vorstehenden wieder begründeten Aufstellungen: diejenigen „Mikrocentren“, welche Einzelcentrosomen sind, vermehren sich — typischer Weise — durch Zweiteilung und jedes Tochtercentrosom wird wieder zu einem karyokinetischen Pol; diejenigen, welche Centrosomenhaufen sind, zeigen ein entsprechendes Verhalten an ihren Konstituenten. Eine Eigenschaft, durch welche sich der Haufen als eine höhere Einheit dokumentieren und dem Einzelcentrosom einer normalen Zelle in irgend einer Weise gleichwertig erscheinen würde, existiert nicht. Die Aufstellung des Begriffes „Mikrocentrum“ kann daher nur dazu führen, klare Verhältnisse zu verwirren.

M. HEIDENHAIN hat nun gegen diese meine Kritik eine Erwiderung gerichtet, und wenn Schmähungen widerlegen könnten, so wäre meine Auffassung, ja man darf sagen, alles, was ich je in der Centrosomenfrage an Befunden beschrieben und an Gedanken geäußert habe, als abgethan zu betrachten.

Anders, wenn man das Sachliche in den Auseinandersetzungen HEIDENHAIN's herauszuschälen sich bemüht. Hier tritt zunächst trotz aller Verschleierungen wieder klar hervor, daß alles, was HEIDENHAIN an Thatsachen anführt, wie ich schon früher betonte, mit meiner Centrosomenlehre vollkommen übereinstimmt. HEIDENHAIN giebt an verschiedenen Stellen zu (S. 252, 255), daß zu Beginn der Mitose eine Zweiteilung des „Centrosoma“ oder Microcentrums eintrete, daß man „in zwangloser Weise von einer Zweiteilung der Mikrocentren“ sprechen könne, und seine weiteren Ausführungen lassen keinen Zweifel, daß er nunmehr von einer aktiven, nicht etwa durch Zug von außen bewirkten Zweiteilung spricht. Damit ist im Grunde alles zugegeben, was ich behauptete. Wenn HEIDENHAIN angeblich gegen mich hinzufügt, daß man diese Teilung nicht als „Fortpflanzung im engeren Sinne“ bezeichnen könne, daß sie „kein eigentlich so zu nennender Fortpflanzungsprozeß“ sei, so muß ich bemerken, daß ich erstens mich niemals darüber ausgesprochen habe, ob die Zweiteilung der

Centrosomen eine Fortpflanzung im engeren oder weiteren Sinn, eine eigentliche oder uneigentliche ist, und daß ich zweitens diese von HEIDENHAIN erfundene Distinktion überhaupt für sinnlos halte. Denn danach wäre die Teilung einer Zelle kein Fortpflanzungsprozeß, die Teilung eines vielzelligen Organismus noch weniger; und doch ist der Ausdruck Fortpflanzung (im biologischen Sinn) gerade von diesen kompliziertesten Gebilden genommen. Das Wort drückt nichts anderes aus, als daß ein in irgend einer Weise einheitliches organisches Gebilde in zwei oder mehrere zerlegt wird, die in ihrer Weise wieder ein Ganzes darstellen. Welche Kräfte diese Teilung bewirken, ist ganz gleichgiltig, ja nicht einmal, daß das Gebilde die Teilung durch in ihm gelegene Ursachen erleidet, gehört notwendig zum Begriff der Fortpflanzung, wofür nur an die Fortpflanzung von Pflanzen durch Stecklinge erinnert sei. Im übrigen aber liegt ja der Streitpunkt gar nicht in dieser Wortspielerei; denn das Wort „Fortpflanzung“, das ich bei der ganzen Erörterung überhaupt nur einmal gebraucht hatte, kann ich entbehren. Was ich gegen HEIDENHAIN betonte, war die Zweiteilung als Eigenschaft der Cytocentren, die Thatsache, daß diese Gebilde, mögen sie im übrigen beschaffen sein, wie sie wollen, sich normaler Weise in zwei zu karyokinetischer Wirksamkeit befähigte Stücke teilen und nicht in mehr; und weiterhin, daß auf jede dieser Teilungen zufolge der Wirkungsweise der Teilstücke normaler Weise eine Zellteilung folgt. Diese neben der Erzeugung der Radiensysteme fundamentalste und generellste Eigenschaft der Cytocentren hatte HEIDENHAIN durch Schaffung seines Mikrocentrenbegriffes zur Unkenntlichkeit verschleiert, denn weder seinen Centrankörpern noch seinen Mikrocentren — und ein drittes giebt es nicht — kommt diese Eigenschaft der Zweiteilung und der Parallelismus dieser Zweiteilung mit der der Zelle generell zu.

Ich könnte mich mit dieser Konstatierung begnügen. Da aber HEIDENHAIN seit meinen früheren Erörterungen noch ein weiteres Objekt für seine Auffassung ins Feld geführt hat, und da auf der anderen Seite meine Anschauungen über die Morphologie der Cytocentren inzwischen bestimmtere Gestalt angenommen haben, halte ich es für ersprießlich, die Grundlagen seiner Lehre noch einmal Revue passieren zu lassen.

In den meisten Objekten, die HEIDENHAIN neuerdings untersucht hat, findet er, wie andere Autoren, als Regel zwei dicht benachbarte Centrankörperchen, also ein Doppelcentrosom,

wie es bei den von mir studierten Objekten rasch vorübergeht, in vielen Zellen aber, in denen sich die Teilung frühzeitig einleitet und eine relativ lange Zellenruhe durchgemacht wird, von langem Bestand ist. Wenn HEIDENHAIN in manchen dieser Fälle, wie z. B. gelegentlich in den roten Blutkörperchen des Entenembryo, an Stelle dieses Doppelcentrosoms Bildungen findet, die aus 3 oder 4 Körperchen zusammengesetzt sind, so kommen andererseits auch mehrpolige Teilungsfiguren vor (S. 260 und 261), sodaß diese Thatsachen, soweit die der Natur der Sache nach äußerst lückenhaften Beobachtungen überhaupt ein Urteil gestatten, mit den sonstigen Erfahrungen über die Vermehrung der Centrosomen und ihr Verhältnis zur Mitose in bester Uebereinstimmung stehen. Auch die Annahme einer Knospung dürfte durch die Bilder, die HEIDENHAIN von den genannten embryonalen Zellen giebt, kaum nahegelegt werden.

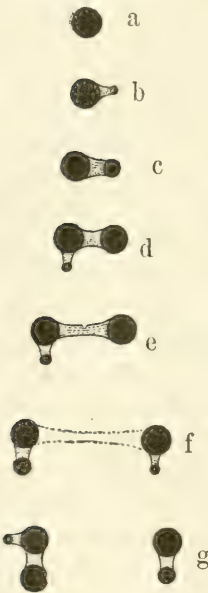
Wir kommen nun zu den Kaninchen-Leukocyten. Ich habe schon oben (S. 113 ff.) hervorgehoben, daß aus dem, was HEIDENHAIN über die „Mikrocentren“ dieser Zellen mitgeteilt hat, der Beweis einer Knospung, ja überhaupt einer Vermehrung der gefundenen Körperchen nicht zu entnehmen ist. Wäre nicht bereits nachgewiesen gewesen, daß die Polkörperchen der Teilungsfiguren auf einander folgender Zellgenerationen durch Teilung aus einander entstehen, so hätten die HEIDENHAIN'schen Bilder kaum die Vermutung einer Vermehrung rechtfertigen können. Wir bekommen nur Stadien von ruhenden Zellen zu sehen, und dadurch ist schon die bloße Deutung der fraglichen Körperchen sehr erschwert. Ich habe früher (17) die Ansicht ausgesprochen, daß die von HEIDENHAIN abgebildeten Körner Inhaltskörper (Teile) eines einheitlichen Centrosoms seien, und habe für dieselben den Namen „Centriolen“ vorgeschlagen, allerdings nicht streng in dem Sinne, den ich jetzt dieser Bezeichnung beilege. Ob die HEIDENHAIN'schen Centralkörper der Leukocyten Centriolen in diesem letzteren Sinne seien, ist schwer zu entscheiden. HEIDENHAIN's Versicherung, daß ein größerer Körper, in den sie eingeschlossen seien, nicht existiere, würde sie zu Centrosomen stempeln; allein wenn man bedenkt, daß HEIDENHAIN diejenigen Bilder, wo er wirklich einen einheitlichen größeren Körper findet, als Verklumpungsfiguren bei Seite schiebt, so kann jene Behauptung nicht sehr viel Gewicht beanspruchen. Für die folgenden Betrachtungen sei nun angenommen, daß die dunkel gefärbten Körperchen eines jeden Mikrocentrums Centrosomen, bezw.



Unterabteilungen eines in Vermehrung begriffenen Centrosoms seien. Die zu untersuchende Frage ist dann diese: Zwingen die von HEIDENHAIN an den Leukocyten des Kaninchens ermittelten Thatsachen dazu, die aus so vielerlei Beobachtungen erschlossene direkte Abhängigkeit der Zellteilung von der Teilung der Centrosomen aufzugeben oder einzuschränken?

Bei Erörterung dieser Frage stelle ich mich völlig auf den Standpunkt HEIDENHAIN's und nehme also als erwiesen an, daß alle von ihm gefundenen Körperchen Centralkörperchen sind und daß die kleinen aus den großen durch Knospung entstehen.

Denken wir uns als Ausgangspunkt (Textfigur B, a) ein einfaches Centralkörperchen, welches durch Knospung ein kleines



Textfigur B.

solches Gebilde aus sich hervorgehen läßt (b), oder, wie ich es lieber ausdrücken möchte, welches durch eine stark inäquale Teilung in ein sehr großes und ein sehr kleines Tochtercentrosoma zerfällt, so ist es nicht nur möglich, sondern sogar sehr wahrscheinlich, daß dieses kleine Körperchen die Eigenschaften seines riesigen Schwestercentrosoms nicht sofort besitzt, sondern erst mit seinem Heranwachsen zu ungefähr der gleichen Größe gewinnt. Daß die Centrosomen mit dem Wachstum ihre Eigenschaften ändern, muß ja auch aus den typischen Verhältnissen bei der äqualen Centrosomenteilung geschlossen werden.

Wir erhalten also erst nach einiger Zeit neben dem von Anfang an großen Tochtercentrosom ein ihm an Qualität gleiches Schwestercentrosom, und nun erst können beide sich trennen und in bekannter Weise die Zellteilung bewirken. Während des Heran-

wachsens des kleinen Centrosoms kann zwar dessen großes Schwestergebilde schon seinerseits wieder die gleiche inäquale Teilung inauguriert, mit anderen Worten: eine neue Knospe treiben (d); diese aber übt nach unserer Annahme, daß die Knospe erst durch ihr Heranwachsen die Qualitäten ihres großen Schwestercentrosoms erwirbt, auf die Zellsubstanz und auf die Prozesse, die sich zwischen den beiden anderen abspielen, zunächst keine Einwirkung aus. Sie bleibt einfach bei der Separation der beiden ausge-

wachsenen Centrosomen an dem einen, offenbar an dem erzeugenden hängen. Dann hätten wir (e) in der einen Tochterzelle ein einziges ausgewachsenes Centrosom, in der anderen ein solches mit junger Knospe, und der weitere Verlauf (f, g) wäre der gleiche, wie oben angenommen: immer würden, so lange überhaupt eine normale Zellvermehrung stattfindet, die beiden jeweils ausgewachsenen Centrosomen sich von einander trennen und den Anstoß zu einer Zellteilung geben, ehe die nächstjüngere Knospe die hierzu nötigen Eigenschaften erlangt hat.

Diese Art, die HEIDENHAIN'schen Befunde zu erklären, hat ein gewisses Analogon in den Vorgängen, die wir bei der ungeschlechtlichen Vermehrung einer Hydra finden. Auch hier kann neben der ältesten Knospe noch eine zweite, jüngere, ja noch eine dritte und vierte, immer jüngere vorhanden sein. Die Qualitäten des Muttertieres und die Fähigkeit, sich abzuschnüren, erhält aber die Knospe erst mit einer gewissen Größe, so daß zu einer und derselben Zeit nur eine sich vom Muttertier trennt. Es entstehen also simultan stets nur zwei selbständige Gebilde, die sich fortan unabhängig ernähren, die unabhängig ihren Ort verändern können: die sich ablösende Knospe und das eventuell mit jüngeren Knospen ausgestattete Muttertier; wir haben also hier die gleiche Zweiteilung, wie wir sie für den HEIDENHAIN'schen hypothetischen Fall der knospenden Centrosomen angenommen haben. Nur freilich ist für die Hydra diese simultane Zerlegung in nur zwei Individuen ganz gleichgiltig, da nichts Komplizierteres von ihrer gemeinsamen Wirkung abhängt, und so erscheint die Hervorhebung dieser Thatsache hier künstlich, wogegen bei dem Centrosom gerade in diesem Punkte das Essentielle liegt, indem sich dieses Körperchen nicht in mehr als 2 Stücke zerlegen darf, wenn es normal funktionieren soll.

Diese Betrachtung führt wieder zurück auf die im Kapitel II gemachte Unterscheidung zwischen Verdoppelung und Separation, ja die Notwendigkeit dieser Unterscheidung würde gerade im vorliegenden Falle eine besonders klare Illustration erhalten. Die Verdoppelung wäre hier in dem Knospungsvorgang gegeben: aus dem einfachen Muttercentrosom individualisieren sich 2 ihren Zusammenhang bewahrende Tochtercentrosomen, ein sehr großes und ein zunächst sehr kleines. Und hiervon wäre zu unterscheiden die Separation, d. i. das Auseinanderweichen dieser beiden Schwestercentrosomen zu 2 je einen Pol bildenden

Stücken<sup>1)</sup>. Verdoppelung und Separation würden auch hier insofern genau parallel laufen, als auf jeden Prozeß der ersteren Art ein solcher der zweiten träfe. Allein die beiden Prozesse wären, da die Separation erst erfolgen kann, nachdem das kleine Körperchen des Doppelcentrosoms zur Größe seines Schwestergebildes herangewachsen ist, durch ein langes Zeitintervall getrennt. Durch diese Eigentümlichkeit wird es ermöglicht, daß, ohne Störung der Normalität der Zellteilung, an dem bereits ausgewachsenen Schwestercentrosom die Verdoppelung für die übernächste Zellteilung eintreten kann, ehe zwischen den beiden in Rede stehenden Schwestercentrosomen die Separation für die nächste vollzogen ist. Auf diese Weise entstehen dreiteilige, unter Umständen vierteilige Centrosomen, welche der direkten Abhängigkeit der Zellteilung von der Centrosomenteilung auf den ersten Blick zu widerstreiten scheinen, bei genauerer Analyse diese Abhängigkeit aber gerade in besonders instruktiver Weise bestätigen. Sie lehren vor allem, daß, von so fundamentaler Bedeutung bei der Centrosomenteilung auch die Verdoppelung ist, der für die Normalität der Zellteilung direkt maßgebende Vorgang in der Separation liegt.

Durch die im Vorstehenden gegebene völlig ungezwungene und mit den HEIDENHAIN'schen Bildern in genügender Harmonie stehende Erklärung würde sich auch eine solche abweichende Fortpflanzungsart der Centrosomen mit dem, was zahllose andere Objekte gelehrt haben, in Einklang bringen lassen; die normale Zellteilung würde auch hier in gleicher Weise auf Zweiteilung des Centrosoms beruhen, auf jede Knospung würde eine Separation, auf jede Separation eine Zellteilung treffen. Der einzige wesentliche Unterschied wäre wohl nur der, daß bei den Kaninchen-Leukocyten die beiden Schwesterzellen in Bezug auf ihre Centren nicht völlig gleichgestellt sind, indem die eine länger brauchen wird, bis sie wieder eine herangewachsene Centrosomenknospe besitzt, als die andere (Textfigur B e, f, g, S. 144). Allein bei Zellen, wie den Lymphocyten, die nach ihrer Teilung nichts mehr mit einander zu schaffen haben, spielt dies keine Rolle. — Sodann könnten natürlich auch viel leichter abnorme Zustände eintreten als bei der gewöhnlichen Centrosomenteilung. Denn wenn die zweite Knospe

---

1) Einen ganz entsprechenden Gegensatz zwischen Verdoppelung und Separation bietet unser vorhin gebrauchtes Beispiel der ungeschlechtlichen Vermehrung der Hydra.



reif wird, ehe zwischen dem Muttercentrosom und der ersten Knospe die Separation mit ihren mitotischen Konsequenzen vollzogen ist, so wird eine dreipolige Figur entstehen müssen. Gerade derartige Vorkommnisse sind nun aber bei den Leukocyten offenbar äußerst häufig, sie führen zur Bildung der Riesenzellen (HEIDENHAIN). Und so erhält auch von dieser Seite meine Erklärungsweise noch eine gewisse Stütze.

Ich bemerke nochmals, daß diese Auseinandersetzungen nur unter der unbewiesenen Voraussetzung gelten können, daß die Centrosomen der Kaninchen-Leukocyten sich so verhalten, wie HEIDENHAIN annimmt. Einstweilen gehören diese Zellen, was in ihrer Natur begründet ist, in Bezug auf ihre Centren zu den ungenügend erforschten Objekten, und es dürfte nicht leicht eine Zellenform geben, die sich weniger als Paradigma für eine Darstellung der Beschaffenheit und Fortpflanzung der Centrosomen, wie deren Beziehung zur Zellteilung eignet, als diese.

Ist nun bei den Leukocyten ihr Schicksal nur unsicher, so ist das zweite Objekt, welches HEIDENHAIN seiner Mikrocentren-Lehre zu Grunde gelegt hat, bereits ein unzweifelhaft pathologisches. Es sind dies die Riesenzellen des Knochenmarkes. Wenn ich diese Zellen pathologisch nenne, so soll das nicht heißen, daß ich ihre Herbeiziehung verwerfe; im Gegenteil, nichts scheint mir lehrreicher zu sein, als die Vorstellungen, zu denen uns der immer gleiche Verlauf in den normalen Zellen führt, an dem Verhalten solcher abnormen Fälle zu prüfen und, wenn nötig, zu berichtigen; und ich habe das Dankenswerte in HEIDENHAIN's Analyse der Riesenzellen voll anerkannt. Allein man darf die durch die pathologische Verfassung dieser Zellen sich erklärenden Verhältnisse nicht als etwas Typisches ansehen und in das, was die normalen darbieten, hineinkonstruieren.

HEIDENHAIN hat gegen meine frühere Kritik seiner Auffassung folgende sachlichen Einwände erhoben. Er führt zunächst aus (S. 266), daß ich, vermutlich wegen Flüchtigkeit beim Lesen, schon das Thatsächliche seiner Befunde nicht richtig wiedergegeben hätte. Ich hätte jedes Körperchen des sog. Mikrocentrums als ein Centrosoma in Anspruch genommen, während er ausdrücklich angegeben habe, daß er im Stadium der Anaphase öfter in jedem Pole zwei Centrosomen gefunden habe. Es müßte also nicht ein, sondern 2 solche Körperchen ein Centrosom in meinem Sinne vorstellen. — Wenn hier ein Irrtum unterlief, so kann ich die Schuld daran nur meinem Gegner zuschieben. Das Wort „öfter“,

so gebraucht, wie HEIDENHAIN es in fraglichem Zusammenhang thut, bedeutet: in einer nicht gerade kleinen, aber immerhin in einer Minderzahl der beobachteten Fälle. Ich hatte also volles Recht, als den typischen Fall anzunehmen, daß die Centrosomen der vielpoligen Teilungsfiguren bei der Rückkehr in den Ruhezustand einzeln vorliegen<sup>1)</sup>. Ich konnte aber diese Einzelheiten deshalb völlig außer Betrachtung lassen, weil durch sie, wie sie sich bei genauerem Studium auch herausstellen mögen, an meiner Argumentation gar nichts geändert wird. Ich habe behauptet: das HEIDENHAIN'sche Mikrocentrum der Riesenzellen ist nichts anderes als ein Centrosomenhaufen. Ob es nun ein Haufen von Einzelcentrosomen oder von Doppelcentrosomen oder von solchen Gebilden ist, wie HEIDENHAIN sie in den Lymphocyten findet, ist ganz irrelevant. Ja, noch mehr, wenn in dem Haufen immer je 2 (oder 3) Körperchen zu einer Einheit verbunden sind, so tritt der Charakter des ganzen „Mikrocentrums“ als eines bloßen Haufens nur noch klarer hervor<sup>2)</sup>.

HEIDENHAIN glaubt, meine Beweisführung dadurch widerlegen zu können, daß er sagt: Das Element, aus dem jede Zweiergruppe zusammengesetzt ist, ist das gleiche, aus dem der ganze Haufen zusammengesetzt ist; also muß der Haufen das Gleiche sein — wenn auch nicht vollkommen, wie er jetzt einräumt — was die Zweiergruppe ist; stellt diese in gewissem Sinne eine Einheit dar, so thut es auch die große Anhäufung von solchen Gruppen, wie die Riesenzelle sie enthält. — Wie falsch diese Argumentation ist, zeigt ein einfaches Beispiel. Wenn man zahlreiche gleichalterige, von ihrer Dotterhaut befreite Seeigel-Eier auf dem Zweizellen-Stadium in dichte Berührung bringt, so kann man bei schwacher Vergrößerung, welche nichts von der inneren Struktur erkennen läßt, nicht mehr sagen, welche zwei zusammengehören. Nach der Art, wie HEIDENHAIN die „Mikrocentren“ der

1) Ueberdies stellen sich nach HEIDENHAIN's eigenen Angaben Centrosomen, die er als zweiteilig ansehen zu müssen glaubt, in Eisenhämatoxylin nicht selten als einheitliche schwarze Kugeln dar, was er dann eine „Verklumpung“ nennt.

2) Damit erledigt sich auch HEIDENHAIN's Behauptung (S. 263), der Gegensatz, in den ich die Mikrocentren der Riesenzellen zu denen der Leukocyten stelle, sei in der Weise von mir erschlichen, daß ich die gleichen Körperchen in den Leukocyten Centriolen, in den Riesenzellen Centrosomen nenne. Wer meine Einwendungen aus meiner eigenen Arbeit kennt, wird wissen, was er von dieser Behauptung zu halten hat.

Riesenzellen beurteilt, wäre dieser Haufen zweizelliger Eier im wesentlichen das Gleiche wie ein zweizelliges Ei. Der Haufen besteht ja in der That aus den gleichen Elementen wie die „Zweiergruppe“. Hier ergibt sich eben, daß nicht der momentane, dem Auge sich darbietende Zustand, sondern die Geschichte für die Beurteilung maßgebend ist. In welcher Weise die fragliche Ansammlung entstanden ist und vor allem, was aus ihr wird, das ist die Frage. Wie nun der Haufen zweizelliger Eier, sowohl wenn man ihn auseinanderfallen, als wenn man ihn sich weiterentwickeln läßt, zeigt, daß er aus lauter unter einander gleichwertigen, selbständigen Gebilden besteht, die gar nichts mit einander zu thun haben, so zeigt sich ein Gleiches an den Centrosomen, welche die „Mikrocentren“ der Riesenzellen zusammensetzen. In Vorbereitung zur Zweiteilung (vielleicht in Knospung) kommen sie, jedes einem Spindelpol entstammend, aus den multipolaren Mitosen, in diesem Zustande überdauern sie die Zellenruhe, bei der Vorbereitung zum nächsten mitotischen Prozeß spaltet sich jedes in 2 (vielleicht unter Umständen 3) Stücke, von denen jedes einen neuen Pol bildet, und wieder in Vorbereitung zu neuer Teilung kehren sie, in — ungefähr — doppelter Anzahl, in die Zellenruhe zurück. Es ist dies, wenn auch nicht so klar zu verfolgen und vielleicht mit gewissen Unregelmäßigkeiten, der gleiche Prozeß, den ich an Seeigel-Blastomeren verfolgt habe (19), die infolge gewisser Störungen bei ihrer Entstehung zwar ein Centrosoma, aber keinen Kern erhalten hatten. Das Centrosom teilt sich hier, wie in einer normalen Blastomere, in 2 Tochtercentrosomen, die sich wie die Pole einer Spindel gegenüberstehen, aber es erfolgt wegen Mangels an Kernsubstanz keine Zellteilung. Die beiden Sphären bilden sich zurück, wie wenn die Zellteilung eingetreten wäre, jedes Centrosom teilt sich nach einiger Zeit wieder, wir haben nun 4 Centrosomen, jedes von seiner Sphäre umgeben, dann 8, 16 u. s. w. Ein Unterschied liegt nur darin, daß in meinem Falle die jeweils vorhandenen Centrosomen ungefähr an der Stelle, wohin sie während der höchsten Entfaltung ihrer Sphäre zu liegen kamen, liegen bleiben, so daß sie auf späteren Stadien, wo ihrer viele gebildet sind, die ganze Protoplasmanasse ziemlich gleichmäßig durchsetzen, während sie in den Riesenzellen des Knochenmarkes eine gewisse Neigung zeigen, sich im Mittelpunkte der ruhenden Zelle anzusammeln. Daß durch diese Anhäufung nicht eine höhere Einheit hergestellt wird, geht schon aus den späteren Schicksalen



der daran beteiligten Centrosomen hervor; noch besser aber dokumentiert sich das Nebensächliche dieser Anhäufungen durch die außerordentlichen Variationen, die HEIDENHAIN in der Anordnung und Dichte derselben gefunden hat<sup>1)</sup>.

So konnte ich schon früher (17, S. 67) sagen, daß an diesen sog. Mikrocentren der Riesenzellen nichts vorhanden sei, „was auf irgend eine Zusammengehörigkeit zu einer Einheit schließen ließe, sei es durch eine nachweisbare Verknüpfung, sei es durch irgend eine alle Körperchen umfassende, nur von einer Einheit ausgebbare Wirkung“.

HEIDENHAIN hat zur Widerlegung dieses Satzes nochmals auf das Auftreten gemeinschaftlicher Strahlenfiguren und konzentrischer (?) Protoplasmaschichtung im Umkreis seiner Mikrocentren hingewiesen. Er übersieht dabei, daß ein Haufen von gleichartigen und in keiner Weise zu einer höheren Einheit verbundenen Gebilden in mancher und speciell physikalischer Hinsicht genau die gleiche Wirkung ausüben kann wie das Einzelgebilde. Protozoen, die irgend ein Reiz zu einem Haufen versammelt hat, werden in ihrem gemeinsamen Umkreis genau die gleiche Erscheinung einer konzentrischen Sauerstoffabnahme bewirken, wie ein einziges solches Tierchen. Oder um ein anderes Beispiel anzuführen: wie das einzelne frische Seeigel-Ei bei Spermazusatz alsbald von einer dichten Spermatozoensphäre umgeben ist, so zeigt sich die gleiche Erscheinung an einem Haufen sich dicht berührender Eier.

Was aber speciell das Phänomen der Zellenstrahlung anlangt, so ist, wie ich schon früher betont habe, das Auftreten einer zunächst einheitlich aussehenden Strahlung kein Beweis für einen einheitlichen Erreger. Dies lehren mit voller Sicherheit die bei Seeigel-Eiern häufig zu beobachtenden Fälle hochgradiger Polyspermie, wobei es vorkommt, daß 2 oder mehrere Spermaköpfe

---

1) Nachdem HEIDENHAIN gezeigt hat, daß das Centrosoma der Leukocyten eine Tendenz hat, den Mittelpunkt des Zellkörpers einzunehmen, wird man annehmen müssen, daß den Anhäufungen der vielen Centrosomen einer Knochenmarkriesenzelle im Zellenmittelpunkt die gleiche Ursache zu Grunde liegt. Da nun in diesem letzteren Falle nicht angenommen werden kann, daß jedes Centrosom mit der ganzen Zellenoberfläche durch gleich lange Radien verknüpft ist und also die Anhäufung der Centrosomen im Mittelpunkt der Zelle unmöglich auf dem sog. „Spannungsgesetz“ beruhen kann, so ist damit ein neuer gewichtiger Einwand gegen die Zulässigkeit dieser Erklärungsweise auch für die Leukocyten gegeben.

dicht nebeneinander liegen. Sind dieselben so gelagert, daß sie ihre Centrosomen einander zukehren, so erregen diese gemeinsam ein mehr oder weniger einheitliches Radiärsystem. Schon bei O. und R. HERTWIG (66) sind in Fig. 2 (Taf. VII) und Fig. 19 (Taf. II) Fälle dieser Art im Umkreis nahe benachbarter Spermaköpfe abgebildet; ich selbst habe ganz ähnliche Zustände im Leben und an Schnitten gesehen. Wenn dies aber schon bei 2 oder 3 Centrosomen möglich ist, wie viel mehr muß es der Fall sein, wenn mehr als hundert solche Körperchen dicht zusammengelagert sind. Das Wichtige für die Beurteilung solcher Strahlungen, welche mehrere selbständige Centrosomen umfassen, ist dieses, daß dieselben nicht als „Kinosphären“<sup>1)</sup> zur Bildung karyokinetischer Figuren führen. Vielmehr werden sie, indem die erregenden Centrosomen sich teilen und alle dadurch gebildeten Tochtercentrosomen sich voneinander entfernen, aufgelöst, und es bildet sich um jedes vorhandene Centrosom eine Kinosphäre aus; jedes Centrosom für sich wird zu einem karyokinetischen Pole. Wie dies in den soeben erwähnten Fällen von Polyspermie verfolgt werden kann, so gilt es nach HEIDENHAIN's eigenen Befunden für die Riesenzellen des Knochenmarkes. Einzig die Zahl und Teilungsart der beim letzten mitotischen Prozeß vorhandenen Centrosomen ist maßgebend für die Zahl der Pole im nächstfolgenden; ob die Centrosomen in der Zwischenzeit sich in der Mitte der Zelle angesammelt haben oder weit zerstreut liegen, ist ohne jede Bedeutung.

Wenn daher HEIDENHAIN schließlich fragt, worin sich denn überhaupt die Einheit des fraglichen Mikrocentrums dokumentieren solle, wenn nicht durch die von ihm beobachteten Erscheinungen, so ist darauf zu antworten: Wenn der aus mehr als 100 zusammenrückenden Centrosomen entstandene Haufen sich z. B. in 2 Hälften teilen würde, von denen jede zu einem Pole einer normalen Teilungsfigur würde, dann müßte der ganze Komplex als eine höhere Einheit angesehen werden.

Doch etwas derartiges existiert weder hier, noch, so viel wir bis jetzt wissen, in irgend einem anderen Falle. HEIDENHAIN hat zwar an verschiedenen Stellen seiner neueren Arbeiten gewisse Angaben FARMER's (37) ins Feld geführt, durch welche angeblich seine Auffassung vollkommen bestätigt, die meinige aufs schlagendste widerlegt wird. FARMER soll nachgewiesen haben, daß sich bei

---

1) Vgl. bezüglich dieses Ausdruckes die Erörterungen auf S. 123.

der Sporenbildung von Fossombronia in jeder Zelle zunächst vier Centren finden, die sich paarweise vereinigen, so daß eine typische zweipolige Figur entsteht. Die Vereinigung mehrerer Centrialkörperchen zu einer höheren Einheit sei damit erwiesen. — Untersucht man die in Betracht kommenden Bilder FARMER's, so ist zunächst nicht zu verstehen, wie dieser Autor selbst zu den Schlüssen gelangen konnte, die er gezogen hat. Eine vierpolige Anlage der Teilungsfigur ist in keiner seiner Abbildung auch nur andeutungsweise zu sehen. Manche Figuren deuten auf drei Pole. Doch haben alle diese Figuren, speciell Fig. 2, 3 und 8, Merkmale an sich, welche die Vermutung nahe legen, daß von Anfang an nur zwei Pole vorhanden und in den eigentümlichen dreilappigen Figuren Bildungen gegeben sind, welche der „figure ypsiliforme“ entsprechen, die VAN BENEDEN (4) bei der Entstehung der I. Richtungsspindel von Ascaris beschrieben und in Abbildungen veranschaulicht hat, welche zu einer jeden der FARMER'schen Figuren ein völlig entsprechendes Gegenstück liefern. Auch Bilder, wie sie HARPER (52, Taf. XI, Fig. 4) von Erysiphe gegeben hat, dürften auf die Bedeutung der FARMER'schen Abbildungen einiges Licht werfen. — Von einem Nachweis, daß die 2 definitiven Spindelpole durch Verschmelzung je zweier ursprünglicher Pole entstehen, fehlt jede Spur, und FARMER sagt selbst, daß er den Prozeß dieser Verschmelzung nicht gesehen habe. Endlich muß es als sehr fraglich bezeichnet werden, ob in diesen Zellen überhaupt Centrialkörperchen vorkommen; FARMER's Angabe, daß in der Sphäre oft ein winziges Körnchen unterscheidbar ist, von welchem er annehme, daß es ein Centrosom sei, wird kaum als ein Beweis anzusehen sein.

Mit diesen Einwendungen möchte ich nicht den FARMER'schen Untersuchungen zu nahe treten; kein Beobachter kann mehr erkennen, als sein Objekt darbietet. Auf welchen Fundamenten aber ruht die HEIDENHAIN'sche Lehre, wenn diese FARMER'schen Beobachtungen bei jeder Gelegenheit (55, 57, S. 207, 252, 269, 270) seine ultima ratio darstellen! —

HEIDENHAIN hat nun neuerdings (55) für seine Mikrocentren-Lehre noch ein drittes Objekt beigebracht: in Entartung begriffene vielkernige Riesenzellen unbekannter Herkunft, welche er in einer mesenterialen Lymphdrüse eines Kaninchens aufgefunden hat. Das „Mikrocentrum“ soll hier aus einer verschieden großen Zahl, bis etwa 50 Centrialkörpern bestehen, die durch eine Zwischenmasse verbunden sind. Die einzelnen



Centralkörper des gleichen Mikrocentrums können verschieden groß und verschieden stark gefärbt sein. Gewöhnlich ist nur ein Mikrocentrum vorhanden, doch können es auch mehrere (bis zu acht) sein. — Welche Bedeutung dieses Objekt für die Erkenntnis der cellulären Centren beanspruchen kann, dafür seien einige Angaben HEIDENHAIN's über dasselbe angeführt. Die fraglichen Riesenzellen sind (S. 225) „in zweifacher Hinsicht pathologischer Natur“. Sie sind „erstlich auf Grund eines pathologisches Prozesses . . . entstanden, und zweitens sind zwar nicht alle, aber viele von ihnen in cellulärer Degeneration begriffen“. Niemals wurde (S. 229) weder eine direkte noch eine indirekte Kernteilung oder auch nur Spuren einer solchen an diesen Zellen wahrgenommen; viele zeigen „die deutlichen Erscheinungen des inneren Verfalls“.

Ich habe im Abschnitt A dargelegt, wie leicht zerstörbar die Centrosomen sind, so daß ich fast bei allen mir bekannten Objekten einzelne Fälle von körnigem Zerfall beobachtet habe, der zu genau den gleichen Bildern führt, die HEIDENHAIN an den fraglichen Riesenzellen gefunden hat. Wenn man nun bedenkt, daß dieser körnige Zerfall in Zellen auftreten kann, die in jeder Beziehung dem Zustand einer normalen gesunden Zelle viel näher stehen, als das in Rede stehende Objekt, so wird kaum ein Zweifel möglich sein, wie diese „Mikrocentren“ und „Centralkörper“ zu deuten sind. Ihr Verhältnis zur Struktur und Vermehrung der Centrosomen ist das gleiche, wie das eines im Absterben zerfallenden Eies zum Furchungsprozeß. Mehr ist darüber nicht zu sagen.

Damit haben wir die sämtlichen Grundlagen der HEIDENHAIN'schen Mikrocentren-Theorie und also auch diese Theorie selbst kennen gelernt; über ihre Berechtigung im Ganzen brauche ich dem Gesagten nichts mehr hinzuzufügen.

## Kapitel VI.

### Das Centrosom als cyklisches Gebilde. Zur Theorie der Centrosomenwirkung bei der Zellteilung.

Im vorigen Kapitel glaube ich bewiesen zu haben, daß die normale Succession karyokinetischer Teilungen in den mit Centrosomen ausgestatteten Zellen darauf beruht, daß ein der entstehenden Zelle in der Einzahl zukommendes Centrosom sich aktiv zweiteilt, worauf die beiden so gebildeten Centrosomen vermöge der ihnen

innewohnenden Eigenschaften eine Kern- und Protoplasmateilung zwischen sich bewirken, so daß jede Tochterzelle ihre Existenz wieder mit einem Centrosom beginnt und nun der gleiche Vorgang sich wiederholt. Es fragt sich nunmehr, welche Eigenschaften den Centrosomen zukommen, um diesen Parallelismus, der für die Lebensfähigkeit des von einer Zelle abstammenden oder abhängigen Organismenteiles notwendig ist, zu sichern; um zu garantieren, daß das Centrosom nicht wirkt, ohne sich geteilt zu haben, und daß es sich nicht wiederholt teilt, ohne dazwischen seine Wirkung zu entfalten, in welch beiden Fällen pathologische Zustände entstehen würden. Vor allem ist zu ermitteln, ob die Centrosomen selbst diese notwendige Fixierung ihrer Zahl beherrschen, oder ob dieselbe von anderen Teilen der Zelle abhängig ist.

Diesen Fragen sollen die folgenden Betrachtungen gewidmet sein. Die Ueberschrift verspricht vielleicht mehr, als die folgende Analyse leistet; denn diese soll von einer allgemeinen Theorie der Centrosomenwirkung nur eine Seite behandeln. Hierüber mögen noch ein paar Worte vorausgeschickt werden. Die Beziehung der Centrosomen zur Kern- und Protoplasmateilung ist nicht eine direkt mechanische, in der Weise etwa, wie ein zusammenschnurrender Ring ein in ihm eingelagertes Gebilde zerteilen würde, sondern sie liegt darin, daß die Centrosomen Vorgänge im Kern und Protoplasma veranlassen, welche zu einer geregelten Halbierung und Verteilung des Kernmaterials und im Zusammenhang damit zu einer entsprechenden Zweiteilung des Zellkörpers führen. Eine Theorie der Centrosomenwirkung würde also zweierlei zu umfassen haben: 1) die Natur dieser Einwirkung an sich, 2) die in den Eigenschaften des Centrosoms begründete Regelung dieser Einwirkung, der Art, daß sie zu einer normalen Teilung führen muß; gleichgiltig, worauf sie beruht. Ueber die erste Seite, vor allem also über die Frage, auf welchen Eigenschaften der Centrosomen die Bildung und eventuell die weitere Beeinflussung der Kinosphären beruht, jenes Mediums, vermittelt dessen die Centrosomen ihre wichtigsten, vielleicht alle ihre Wirkungen in der Zelle betätigen, enthalten die folgenden Betrachtungen nichts, denn hierüber wissen wir noch nichts, außer daß die Strahlungen durch irgend eine Einwirkung der Centrosomen auf die Umgebung veranlaßt werden. Was die einmal gebildeten Strahlen leisten, darüber ist ja bereits manches sehr Wichtige ermittelt, doch gehört dies nicht in eine Theorie der Centrosomenwirkung. Was uns im folgenden beschäftigen wird, ist also lediglich die Frage, welche Eigenschaften

die Centrosomen besitzen, um ihre Wirkung auf Kern und Protoplasma so auszuüben, daß eine Succession von normalen Teilungen gewährleistet wird.

Eine Untersuchung hierüber scheint vielleicht von sekundärem Interesse zu sein, und doch ist sie es nicht. Denn die Bedeutung der Centrosomen für die Zellteilung ist viel weniger eine direkt mechanische als eine regulatorische. Nach Erfahrungen, wie den von MORGAN (85) mitgeteilten — und ähnliche habe ich selbst gemacht — dürfte es kaum zweifelhaft sein, daß die Fähigkeit, sich in Stücke durchzuschnüren, dem Protoplasma auch solcher Zellen, die Centrosomen besitzen, ohne Beteiligung dieser Körperchen eigen ist. Der Mechanismus der Protoplasteilung, vielleicht in lokaler Veränderung der Oberflächenspannung beruhend, liegt demnach im Protoplasma selbst; was die Centrosomen dabei bewirken, ist meiner Meinung nach nur dieses, daß dieser Mechanismus in einem bestimmten Zeitpunkte, nämlich im Anschluß an die Kernteilung, und an einem bestimmten Orte, nämlich in der Mitte zwischen den beiden Tochterkernen, in möglichst exakter Weise zur Thätigkeit gebracht wird. Ähnlich ist es mit der Kernteilung. Man braucht nur die Tafeln zu betrachten, die in den von STRASBURGER und seinen Schülern herausgegebenen Cytologischen Studien (98) enthalten sind, um sich zu überzeugen, daß der zweipolige Fadenapparat, der die geregelte Verteilung der Chromosomen leitet, in gewissen Zellen ohne Centrosomen, ja ohne etwas irgend damit Vergleichbares, in einer fundamental anderen Weise, entsteht. Auch hierbei sind also die Centrosomen nichts überhaupt Unerläßliches, sondern offenbar nur das beste Mittel, um die Bipolarität der Teilungsfigur in einfachster und exaktester Weise herzustellen und die Kernteilung räumlich und zeitlich aufs genaueste mit der Zellteilung zu verbinden. Ich möchte sagen: die Teilung mit Centrosomen ist die eleganteste Lösung einer Aufgabe, die auch auf andere und wohl mehrfach andere Weise gelöst werden kann <sup>1)</sup>. Bei dieser wesentlich regulatorischen Bedeutung der Centrosomen ist die Frage, auf welchen Eigenschaften die exakte Regelung ihrer Wirkung beruht, im Grunde das Kardinalproblem ihrer Funktion. Einstweilen wird sich darüber Folgendes sagen lassen.

Das Centrosom ist nicht ein Körperchen mit stets gleichen Eigenschaften, sondern ein cyklisch sich veränderndes Gebilde <sup>2)</sup>.

---

1) Wenn auch nicht in der gleichen Zellenart.

2) Vgl. Zellen-Studien, II, S. 90/91, 186/187.



Wenn dies auch an vielen Objekten ihrer Kleinheit wegen kaum oder gar nicht nachweisbar ist, so lassen dagegen die großen Zellen, wie die Ovocyten, Eier und ersten Furchungszellen, diese höchst wichtige Thatsache aufs klarste erkennen. Größe, Form, Struktur und Reaktion der Centrosomen ändern sich successive in gesetzmäßiger Weise, und es vollzieht sich so in jeder Zelle ein Kreislauf, der sich in den Tochterzellen genau ebenso wiederholt. Mit diesem Wandel in den Eigenschaften der Centrosomen gehen streng parallel Veränderungen in der Zellsubstanz, die sich besonders in der Entstehung, Um- und Rückbildung der Sphären äußern, Veränderungen, die also in ihrem Verlauf in irgend einer Weise an den Kreislauf der Centrosomen gebunden erscheinen.

Daß der Umbildungskreis der Centrosomen nicht eine Wiederspiegelung cyklischer Veränderungen ist, die sich primär in der Zellsubstanz oder im Kern abspielen, dafür haben wir den sichersten Beweis in dem von mir (19) an einer großen Zahl von Exemplaren beobachteten Falle, wo eine primäre Blastomere eines Seeigel-Eies (genauer: eines Eibruchstückes) nur ein Centrosoma, aber keinen Kern erhalten hatte. Ohne daß es hier zu einer Teilung der Protoplasamasse kommt, vermehrt sich das Centrosoma von 1 auf 2, von 2 auf 4, von 4 auf 8 u. s. w., wobei alle sonst zu beobachtenden Erscheinungen des Centrosomencyklus: Wachstum, Abplattung, Reduktion, und auch die Begleiterscheinungen in der Zellsubstanz ganz ebenso durchlaufen werden, wie bei einer normalen Furchung. Daß dieser Kreislauf nicht vom Kerne abhängt, ist damit unmittelbar bewiesen; aber auch daß eine cyklische Veränderung im Protoplasma das *primum movens* sei, ist nicht denkbar. Denn centrosomenlose Protoplaststücke machen einen solchen sich rasch wiederholenden Kreislauf von Veränderungen, wie er hier zu postulieren wäre, nicht durch.

Wenn ich diese somit als autonom erkannte Succession von Veränderungen des Centrosoms einen cyklischen Prozeß nenne, so soll damit ausgedrückt sein, daß das Centrosom bei seiner Umbildung nicht an irgend einem Punkte Halt machen und von da rückläufig auf einen früheren Zustand zurückgehen kann; sondern es liegt offenbar in seiner Konstitution, sich nur in einer bestimmten Richtung zu verändern, um als Endpunkt dieses Weges den Ausgangspunkt wieder zu erreichen, worauf der gleiche Cyklus von Neuem anhebt.

Mit diesem Cyklus ist nun, wenn auch nicht unlösbar, so doch sehr fest die Einrichtung verknüpft,

daß auf einer gewissen Stufe eine Zweiteilung sich einleitet, so daß das Centrosoma seinen Ausgangspunkt nicht mehr als ein Körperchen, sondern **verdoppelt** wieder erreicht.

In den beiden konstatierten Momenten, der cyklischen Veränderung und in der mit jedem Cyklus verbundenen Zweiteilung sind diejenigen zwei Fundamenteigenschaften der Centrosomen ausgesprochen, in denen das Gesetzmäßige ihrer Wirkung begründet ist. Die Qualitätenänderung, die wir oben konstatiert haben, läßt uns verstehen, daß das Centrosoma nicht in allen Stadien seiner Existenz befähigt ist, die zur Erregung des Protoplasmas, vielleicht auch des Kernes, nötige Wirkung, die wir während der karyokinetischen Prozesse beobachten, auszuüben, sondern daß es diese Fähigkeit auf einem bestimmten Punkte seines cyklischen Entwicklungsganges gewinnt, um sie nach einer gewissen Zeit wieder zu verlieren. Und da nun jedes Centrosom diesen bestimmten Punkt nur einmal erreicht, indem mit jedem Cyklus eine Zweiteilung verbunden ist, so folgt, daß jedes Centrosom während seiner Existenz nur einmal eine „kinetische“ Periode durchläuft oder, wie schon im Kapitel III konstatiert, nur eine Kinosphäre erzeugt; die nächste kinetische Periode betrifft bereits seine beiden Tochtercentrosomen.

Dieser Satz wird, abgesehen von dem, was der normale Verlauf unmittelbar lehrt, am klarsten durch Versuche illustriert, die ich 1896 (23) mitgeteilt habe und die darauf ausgehen, die Wirkung des Centrosoms, soweit sie sich in der Durchschnürung des Protoplasmas äußert, bis nach Ablauf seiner kinetischen Periode hintanzuhalten und den weiteren Verlauf zu verfolgen. Es sind verschiedene Möglichkeiten vorhanden, um eine solche Lähmung zu erzielen; Kälte, Pressung und chemische Agentien kommen in Betracht. Hier seien nur die Abkühlungsversuche kurz besprochen. Abkühlung geringeren Grades scheint bei Zellen, die in Teilung begriffen sind, nichts weiter zu bewirken, als Stillstand aller Prozesse, ohne daß eine Veränderung der Strukturen eintritt. So kann man Eier von *Ascaris* durch Versetzen in eine Temperatur von ca.  $+ 4^{\circ}$  auf Tage und Wochen auf dem gerade erreichten Furchungsstadium erhalten; ihr Aussehen bleibt dabei das gleiche. Sowie man sie wieder in eine ihnen zusagende Temperatur bringt, geht die Entwicklung ungestört da weiter, wo sie unterbrochen worden war. Stärkere Abkühlung auf  $- 2$  bis  $3^{\circ}$  hat dagegen, wie O. HERTWIG (61) für Seeigel-Eier festgestellt hat, vollständige

Rückbildung der Strahlung zur Folge, also eine Zerstörung der Struktur, welche von den Centrosomen hervorgerufen wird und vermittelt deren sie auf die Teilungsvorgänge einwirken; beim Wiedererwärmen stellt sich die Einwirkung der Centrosomen auf das Protoplasma wieder her, die Strahlungen erscheinen wieder. Auf Grund unserer vorausgehenden Betrachtungen ist nun zu erwarten, daß der weitere Verlauf bei diesen Experimenten ein verschiedener sein muß je nach dem Zeitpunkt, in welchem man die von den Centrosomen hervorgerufenen Strukturen zum Verschwinden bringt. Geschieht dies während der kinetischen Periode so werden die Centrosomen bei der Wiederherstellung ihrer Beziehungen zum Protoplasma die rückgebildeten Kinosphären wieder erzeugen können und der Teilungsvorgang wird normal ablaufen; wirkt dagegen die Kälte nach Ablauf der kinetischen Periode der Centrosomen, aber bevor die Wirkung auf das Protoplasma, die während dieser Periode eingetreten ist, zur Zellteilung geführt hat, so wird eine nochmalige Entstehung der zur Teilung führenden Protoplasmaanordnung nicht möglich sein und die Zellteilung ausbleiben müssen. Die Versuche bestätigen diese Erwartung. Brachte O. HERTWIG Eier vor der Kernauflösung oder auf dem Spindelstadium in die Kältemischung und dann wieder in Zimmertemperatur, so erfolgte eine normale Zweiteilung. Eier dagegen, in denen ich kurz vor oder während der Protoplasmadurchschnürung durch Einwirkung der Kälte Rückbildung ihrer Sphären veranlaßte, brachten es nach dem Wiedererwärmen in keinem Fall zur Teilung. Selbst da, wo die Furche fast schon durchgegangen war, bildet sie sich wieder zurück und es spielen sich nun in dem einheitlich gebliebenen Ei genau die gleichen Prozesse ab, die normaler Weise auf die beiden primären Blastomeren geschieden sind, so daß also nach einiger Zeit 4 Centrosomen und 4 Sphären gebildet sind, die eine im einzelnen verschiedene, unter allen Umständen aber pathologische Teilung bewirken.

Daß ein solches Experiment mit diesem Erfolg möglich ist, beruht darauf, daß, wie schon mehrfach betont, die Wirkung der Centrosomen bei der Zellteilung eine indirekte ist. W. HIS spricht in seinen sehr anregenden Betrachtungen über die Beziehungen der Centrosomen zu den Sphären (68, S. 443) von Ringwellen, die sich um die Centrosomen ausbreiten, immer weitere Kreise beschreiben und allmählich der Zellenoberfläche zustreben. Dieses Bild ist ganz geeignet, um die Thatsache der zeitlichen Diffe-



renz zwischen der unmittelbaren Wirkung der Centrosomen und der Endwirkung der von ihnen ausgelösten Vorgänge klar zu machen; bis die Welle ausgelaufen ist und ihre Wirkung zu Ende gebracht hat, kann der Wellenerreger schon geschwunden sein oder seine Fähigkeit der Wellenerzeugung verloren haben. So ist es ja auch zu erklären daß die beiden Centrosomen einer mitotischen Figur sich bereits vor Beginn der Zelldurchschnürung teilen können, ohne daß hierdurch eine Störung entsteht. Denn ehe die von den 4 neuen Centrosomen ausgehenden Wellen ihre Wirkung entfalten können, sind die von den beiden Muttercentrosomen hervorgebrachten Wellen mit ihren Leistungen zu Ende gekommen, d. h. die Zelle ist in 2 Tochterzellen geteilt, deren jede 2 vor oder in ihrer kinetischen Periode stehende Centrosomen besitzt.

Wir dürfen also sagen: muß die kinetische Phase in dem Kreislauf des Centrosoms vorübergehen, ohne daß die von ihm ausgelösten Vorgänge, welche mit der Zellteilung endigen, diese ihre normale Wirkung bethätigen können, so ist dieses nämliche Centrosoma nicht befähigt, noch einmal auf seinen kinetischen Zustand zurückzukehren; es kann in dieser Zelle nicht noch einmal eine zweipolige mitotische Figur entstehen, sondern nur eine vierpolige, weil erst die nächste Centrosomengeneration wieder zur Erzeugung von Kinosphären befähigt ist.

Was nun die Einrichtung anlangt, daß zu jedem Centrosomen-cyklus eine Zweiteilung gehört, so läßt sich diese Verknüpfung nach dem, was wir über die Vorgänge bei der Centrosomenteilung wissen, noch etwas näher analysieren. Wir haben gesehen, daß die Teilung des Centrosoms vorbereitet wird durch eine Zweiteilung des zunächst einfachen Centriols. Die beiden Tochtercentriolen repräsentieren die Mittelpunkte für die beiden zu bildenden Tochtercentrosomen; und so wenig wir über die dynamischen Beziehungen hierbei aussagen können, so werden wir doch kaum fehl gehen, wenn wir die Verdoppelung des Centriols als die Bedingung für die Zweiteilung des Centrosoms betrachten. Ist dies aber richtig, so können wir die cyklische Wiederkehr der Centrosomenteilung genauer so formulieren: In den Kreislauf des Centrosoms fällt regulärer Weise eine Zweiteilung des Centriols, und zwar, wie die Beobachtung lehrt, erfolgt dieselbe, ehe das Centrosom in seine akinetische Phase eintritt oder spätestens während derselben. Durch die Wirkung, welche die beiden Tochter-

centriolen ausüben, wird dann während dieser akinetischen Periode die Zweiteilung des Centrosoms herbeigeführt, so daß dasselbe vor Erreichung der nächsten kinetischen Periode verdoppelt ist.

Würde die Teilung des Centriols abnormer Weise unterbleiben, so würde nach dieser Auffassung das Centrosom als das gleiche einheitliche Körperchen seinen inaktiven Zustand erreichen, das es vorher war, es würde ungeteilt in den nächsten Cyklus eintreten und eine monocentrische karyokinetische Figur erzeugen. Ich habe in der That Fälle beobachtet, welche dieser Forderung entsprechen. Bei meinen nicht veröffentlichten Untersuchungen über die Spermatogenese des Flußkrebses, mit denen ich in den Jahren 1885 und 1886 beschäftigt war, sind mir 2 Fälle von monocentrischen Mitosen vorgekommen, von denen ich einen in Fig. 37a und b (Taf. III) wiedergebe. Die Zellen waren durch vorsichtiges Zerklopfen der Hodenacini isoliert worden. Die Methode hat den Vorzug, daß die Zellen gedreht werden und so jeder Zweifel über die Anordnung der Teile ausgeschlossen werden konnte. Ueberdies möchte ich glauben, daß man auf Schnitten diese Art von Abnormitäten nur schwer entdecken würde. Die beiden Fälle stimmen vollkommen mit einander überein. In beiden enthält die Zelle nur ein Centrosom, welches ungefähr den Mittelpunkt einnimmt. Von ihm gehen nach allen Richtungen annähernd gleich lange Fädchen aus, an denen die in Form einer Kugelschale angeordneten Chromosomen befestigt sind. Durch Zertrümmern der einen Zelle konnten einzelne Chromosomen mit ihrer Faser isoliert werden. Ob zwischen diesen Fädchen, die den Spindelfaserhälften einer normalen Mitose entsprechen, noch andere verliefen, vermag ich nicht mehr festzustellen, doch gingen sie jedenfalls nicht über die Chromosomenschicht hinaus. Die etwa 100 Chromosomen — es ist dies die typische Zahl in den Spermatocyten — sind ringsum ziemlich gleichmäßig in der Kugelfläche verteilt, wie dies aus den beiden um 90° gegeneinander gedrehten Ansichten ersichtlich ist.

Die Bedeutung dieser eigenartigen Vorkommnisse für die Auffassung der karyokinetischen Figur soll an einem anderen Orte besprochen werden. Hier genügt es, auf die Existenz solcher Fälle aufmerksam zu machen, welche beweisen, daß zur Entstehung der mitotischen Figuren nicht eine Zwei- oder Mehrpoligkeit notwendig ist, sondern daß auch das einzelne Centrosom, sobald es in seine Aktivitätsperiode eintritt, für sich allein alles das hervorruft, was sonst jeder Pol einer dicentrischen oder

polycentrischen Figur erzeugt. Auch die Halbspindeln und „Fächerkerne“, die R. HERTWIG (64) bei der Entwicklung des unbefruchteten Seeigel-Eies gefunden hat, dürften in dieser Weise zu deuten sein.

Dem Unterbleiben der Teilung des Centriols, wie es für die eben besprochenen Fälle vorausgesetzt wurde, würde gegenüberstehen eine Mehrteilung desselben, welche dann zu einer simultanen Mehrteilung des Centrosoms führen würde. Ob solche Fälle wirklich vorkommen, ist noch nicht sichergestellt, wenn auch gewiß sehr wahrscheinlich. Besonders die nicht selten zu beobachtenden dreipoligen Figuren dürften in dieser Weise zu erklären sein. Andere Fälle mehrpoliger Teilungsfiguren dagegen entstehen, wie nachgewiesen, durch Unterdrückung der Protoplasmateilung bei regulärem Ablauf aller sonstigen Prozesse, wodurch Centrosomen, die auf verschiedene Zellen verteilt sein sollten, in einer Zelle zusammenbleiben.

Bei manchen Arten der Zellvermehrung, so bei der Furchung, scheinen die einzelnen Centrosomen-Cyklen ohne Hemmung auf einander zu folgen, so daß eine Phase ohne Stillstand in die andere übergeht. In der Regel dagegen steht der Cyklus in einem gewissen Punkte still, um erst auf einen Reiz von Seiten der Zellsubstanz weiterzulaufen. Dieser Stillstand wird naturgemäß in die Periode der Inaktivität fallen, und es scheint nach den histiologischen Befunden, daß es das Stadium ist, auf dem die Tochtercentrosomen gebildet, aber noch mit einander verbunden sind, also das Stadium des Doppelcentrosoms oder *Diplosoma* (ZIMMERMANN), welches den Dauerzustand der Centrosomen darstellt. In der That wird dieses unmittelbar vor der nächsten kinetischen Periode stehende Stadium dasjenige sein, welches eine ruhende Zelle zu möglichst rascher Einleitung des Teilungsprozesses befähigt, und welches wir sonach als das zweckmäßigste für den Dauerzustand ansehen dürfen.

---

Auf Grund vorstehender Betrachtungen möchte ich meine Auffassung von dem Verhältnis des Centrosoms zur Zellteilung in folgende Sätze zusammenfassen:

Zum Zweck der Teilung hat sich in der typischen Metazoen-Zelle in Gestalt des Centrosoms ein Apparat ausgebildet, der die



karyokinetischen Prozesse maschinenmäßig zum Ablaufen bringt. Auf gewisse, in den einzelnen Fällen jedenfalls sehr verschiedene Reize hin setzt die Zelle das gehemmte Centrosoma in Bewegung, worauf dieses in seinem Entwicklungszyklus weiterschreitet und die mit seiner Umbildung verknüpften Erscheinungen, welche wir kurz als karyokinetische bezeichnen können, hervorruft. Ob dabei die Chromatinmetamorphose direkt durch den gleichen Reiz von Seiten des Protoplasmas ausgelöst oder erst indirekt durch das Centrosom veranlaßt wird, ist noch festzustellen<sup>1)</sup>. Bei dieser Regelung des Zellteilungsvorganges ist der Zelle als Ganzes außer der Auslösung jede weitere Einwirkung genommen. Die Beherrschung des Teilungsprozesses ist den Centrosomen so völlig überantwortet, daß der normale Verlauf der Teilung ganz auf das normale Verhalten der Centrosomen gegründet ist. Dieses normale Verhalten liegt, abgesehen von der selbstverständlichen Voraussetzung, daß die Centrosomen an sich von einer der gesunden Zelle zukommenden Beschaffenheit sind, darin, daß die zur Teilung schreitende Zelle mindestens 2 und nicht mehr als 2 vor ihrer kinetischen Periode stehende Centrosomen enthält. Bedingt aber ist dieser Zustand dadurch, daß 1) zufolge der Art, wie die Centrosomen während ihrer kinetischen Phase auf Kern und Zellsubstanz einwirken, jedes in einer Zelle vorhandene Centrosom typischer Weise einen Teil des Protoplasmas für sich als Tochterzelle abgrenzt, so daß jede entstehende Zelle ein Centrosom enthält, und daß 2) das Centrosom durch eine nicht weiter analysierbare Regulation die Eigenschaft besitzt, sich schon während oder unmittelbar nach dieser Aktivitätsperiode zur Zweiteilung vorzubereiten und vor Erreichung der nächsten kinetischen Periode zu verdoppeln, wodurch die postulierte Zweizahl hergestellt ist. Unterbleibt diese Teilung abnormer Weise, oder wird die Zelle nach der Verdoppelung des Centrosoms des einen dieser beiden Körperchen beraubt, oder enthält sie infolge irgend einer Abnormität mehr als 2 zur karyokinetischen Wirksamkeit befähigte Centrosomen, so ist sie nach allen unseren Erfahrungen nicht im Stande, diesen Mangel oder Ueberschuß zu korrigieren; vielmehr folgt jedes vorhandene Centrosom den in ihm liegenden Tendenzen, ob auch die Zeile oder ihre Abkömmlinge darüber zu Grunde gehen.

---

1) Vgl. BOVERI (19).

## Kapitel VII.

**Entstehung der Centrosomen.**

Die in den vorigen Kapiteln aufgestellten Sätze über die Beschaffenheit und Wirkungsweise der Centrosomen bedürfen noch einer Prüfung in Bezug auf die Ausdehnung, in der sie giltig sind. Es kann heute keinem Zweifel mehr unterliegen, daß die karyokinetische Teilung nicht in allen Zellen unter Beteiligung von Centrosomen abläuft. Die Centrosomen sind sicher nicht Gebilde von der Wertigkeit der Chromosomen. Man braucht nur an die Verhältnisse bei vielen Protozoen, den meisten Pflanzen, in den Ovocyten vieler Tiere zu denken, um zu erkennen, daß es sich in den Centrosomen um Gebilde zur Erzeugung gewisser Effekte handelt, die durch andere Einrichtungen ersetzt sein können<sup>1)</sup>; Einrichtungen, die zum Teil wahrscheinlich als Vorstufen für das Auftreten typischer Centrosomen anzusehen sind, so daß das Homologon dieser Körperchen angegeben werden kann, während andere Zellen sich von Anfang an in ganz anderen Bahnen entwickelt haben mögen<sup>2)</sup>.

Ist nun in dieser Hinsicht die Giltigkeit der Centrosomenlehre sicherlich eine beschränkte, so ist eine andere Frage die, ob eine Einschränkung der aufgestellten Sätze auch in der Richtung einzutreten hat, daß in Organismen, deren Zellteilung durch Centrosomen vermittelt wird, diese Körperchen nicht dauernde Organe, sondern vorübergehende Bildungen sind, daß sie, wenn geschwunden, in irgend einer Weise wieder neu gebildet werden, oder daß gar neben den durch Teilung sich forterbenden unter gewissen Umständen neue entstehen können. Auch bei dieser Frage werden wir aber nochmals eine scharfe Unterscheidung vorzunehmen haben.

Unter Neubildung kann man Verschiedenerlei verstehen und hat damit in Bezug auf die Centrosomen in der That 2 ganz

1) Vgl. das auf S. 155 Gesagte.

2. Mit Rücksicht auf solche Möglichkeiten habe ich schon 1888 (13, S. 9) geschrieben: „Ist es richtig, daß die ganze achromatische Figur nur als Mittel zur richtigen Verteilung der chromatischen Elemente von Bedeutung ist, dann haben diese Variationen, meines Erachtens, nichts Auffallendes. Denn es scheint mir wohl annehmbar zu sein, daß, wie bei verschiedenen Typen der vielzelligen Tiere, so auch bei verschiedenen Zellarten der gleiche Zweck hier auf diese, dort auf eine andere Weise erreicht werden könne.“

verschiedene Entstehungsarten bezeichnet. Einmal bedeutet Neubildung von Centrosomen einen Vorgang, bei dem auf gewisse Reize hin an beliebigen Stellen im Protoplasma und in ganz wechselnder Zahl Gebilde auftreten, welche die Qualitäten von Centrosomen besitzen sollen. Auf der anderen Seite wird als Neubildung eine an bestimmte Teile der Zelle gebundene, in genau regulierter Weise sich vollziehende Differenzierung eines Centrosoms bezeichnet.

Die erstere Art von Centrosomenbildung wird man am besten künstliche Erzeugung nennen, sie hätte, wenn wir an die Qualitäten der Centrosomen denken, etwas vom Charakter einer Urzeugung an sich. Die zweite Art dagegen wäre zu vergleichen gewissen Prozessen, die uns besonders klar an einzelligen Organismen entgegentreten und für die ich als Beispiel eine Thatsache aus den Lebenserscheinungen von *Paramecium* anführen will. Wie R. HERTWIG gezeigt hat, geht das Cytostom dieses Infusoriums durch eine Art von Teilungsprozeß auf die beiden Tochtertiere über, es vererbt sich also regulärer Weise wie ein durch Zweiteilung sich vermehrendes Centrosom. Geht aber einem kernhaltigen *Paramecium* das Cytostom verloren, so vermag das Tier dasselbe an der richtigen Stelle neu zu bilden oder, wie wir hier sagen: zu regenerieren. In ähnlicher Weise würden wir auch die zweite oben aufgeführte Möglichkeit einer Centrosomenneubildung den Regenerationserscheinungen im allgemeinsten Sinne des Wortes einzureihen haben.

Inwieweit die beiden Möglichkeiten in der Natur verwirklicht sind, soll im folgenden untersucht werden. Da die Angaben über den ersteren Modus die Entstehung der Centrosomen in das Protoplasma verlegen, während diejenigen über den letzteren sich auf den Kern beziehen, können wir dieses Merkmal unserer Einteilung zu Grunde legen.

#### a) Neubildung von Centrosomen im Protoplasma. Künstliche Astrosphären.

Alle Argumente, welche eine Neubildung von Centrosomen im Protoplasma, bezw. einen Uebergang gewöhnlicher Protoplasma-Mikrosomen in Centrosomen darthun sollen, scheinen mir in hohem Maße anfechtbar zu sein. Der Hinweis darauf, daß Centrosomen oder Centriolen in vielen Fällen ebenso aussehen und so reagieren, wie jene indifferenten Körnchen des Protoplasmas, ist völlig hin-



fällig, wenn man bedenkt, was wir denn überhaupt von den Eigenschaften sowohl der Centrosomen und Centriolen wie jener Körnchen zu erkennen vermögen. Ich glaube, man braucht auf dieses Argument nicht weiter einzugehen. Eine genauere Betrachtung dagegen erfordern die für verschiedene Zellen nachgewiesenen multiplen Strahlenfiguren, von denen nach der Ansicht einiger Autoren die beiden für die Mitose bestimmten Sphären nur ein besonders ausgezeichnetes Paar sein sollen.

Solche vielfache Strahlungen hat zuerst CARNOY (29) in den Ovocyten von *Ascaris megaloccephala* gesehen; dann hat REINKE (90) für Bindegewebszellen aus dem Bauchfell der Salamanderlarve das Vorkommen von sekundären und tertiären Centren neben den typischen primären beschrieben, und endlich wurde von MEAD (80) in den Ovocyten des Anneliden *Chaetopterus* das Auftreten einer großen Zahl von kleinen „Asteren“ nachgewiesen, neben denen erst nach einiger Zeit die zwei für die erste Richtungsspindel bestimmten Astrosphären, durch ihre Größe erkennbar, auftreten, so daß MEAD sie von jenen kleinen indifferenten ableiten zu müssen glaubt.

Es ist nun vor allem fraglich, ob es sich in diesen verschiedenen Fällen um vergleichbare Bildungen handelt. Wenn ich zunächst die Abbildungen von REINKE betrachte, so muß ich gestehen, daß sie mich von dem Vorhandensein „sekundärer oder tertiärer Centren“ nicht überzeugen. Daß die Fädchen eines Netzwerkes, wie REINKE es zeichnet, gelegentlich radiär auf einen Punkt oder ein hier gelegenes Korn zusammenlaufen, erscheint ebenso selbstverständlich wie bedeutungslos. Etwas weiteres aber vermag ich in den Abbildungen nicht zu sehen, mit Ausnahme der Fig. 9, welche nach meiner Meinung einen abnormen Fall mit drei Centrosomen vorstellt. Demnach scheinen mir die Befunde REINKE's für unsere Frage keinerlei Bedeutung zu haben.

Was sodann die von CARNOY beschriebenen multiplen Strahlensysteme bei *Ascaris* betrifft, so dürfte auch ihnen gegenüber größte Vorsicht geboten sein. Unter der großen Zahl von Eiröhren verschiedener weiblicher Spulwürmer, deren Ovocyten mir bei meinen eigenen Arbeiten und denen meiner Schüler vor Augen gekommen sind, waren zwei, in denen der Zellkörper fast sämtlicher Ovocyten von mehr oder weniger zahlreichen radiär strukturierten Kugeln durchsetzt war. Die Ausdehnung und Anordnung dieser Kugeln legt die Vermutung sehr nahe, daß den Figuren CARNOY's die gleichen Bildungen zu Grunde lagen. Damit wäre ihnen aber

die Bedeutung von „Sphären“, wie sie nach den Befunden FÜRST's (46) ausnahmsweise an den Richtungsspindeln von *Ascaris* vorkommen, genommen. Denn die radiär gebauten Kugeln in meinen Präparaten, so unerklärbar sie auch sonst sind, sind sicherlich nicht Systeme protoplasmatischer Fädchen oder Körnchenreihen sondern eigentümlich glänzende dichte Massen, die fast den Eindruck fremder Einlagerungen machen.

Muß ich somit die Angaben CARNOY's gleichfalls vorläufig als unsichere bezeichnen, so bleiben noch die Befunde MEAD's bei *Chaetopterus* übrig. Daß hier kurz vor der Bildung der I. Richtungsspindel eine große Zahl von Strahlensystemen auftreten, die von echten jungen Sphären nicht zu unterscheiden sind, muß angesichts der Abbildungen MEAD's unbedingt zugegeben werden. Fraglich bleibt nur, ob alle diese Radiensysteme durch Centrosomen bedingt sind. Diese Annahme ist gewiß sehr naheliegend; ich selbst habe früher (11), als es sich darum handelte, die älteren Angaben der Litteratur über Protoplasmastrahlungen mit den Befunden über die Centrosomen in Beziehung zu setzen, als leitenden Grundsatz die These aufgestellt: Wo im Protoplasma eine Strahlensonne vorliegt, da ist dieselbe bedingt durch ein Centrosoma. Allein seitdem BÜTSCHLI gezeigt hat, wie leicht in Substanzen, die in ihrer Consistenz und Struktur dem Protoplasma ähnlich sind, sphärenartige Bildungen erzeugt werden können, und besonders nachdem FISCHER seine wichtigen Ergebnisse über künstliche Strahlungen in Eiweißkörpern mitgeteilt hat, wird man sich hüten müssen, jede radiäre Anordnung im Protoplasma als durch ein Centrosom bedingt anzusehen.

Die bei MEAD als ganz selbstverständlich ausgesprochene Anschauung, daß die beiden Astrosphären der I. Ovocytenspindel aus jenen multiplen Strahlungen entstehen, ist, so nahe sie dem Autor auch liegen mochte, doch nur eine Hypothese, wie schon daraus hervorgeht, daß MEAD es unentschieden lassen muß (S. 196), ob die echten Astrosphären durch Wachstum und weitere Ausbildung von zweien jener indifferenten Radiensysteme oder durch Fusion von solchen entstehen. Unter diesen Umständen ist die dritte Annahme ganz ebenso berechtigt, daß die beiden Sphären der Richtungsspindel mit jenen kleinen Radiensystemen überhaupt nichts zu thun haben, sondern Bildungen eigener Art sind.

Ich halte es also zunächst für das Wahrscheinlichste, daß in der vor der Teilung stehenden Ovocyte I. Ordnung von *Chaetopterus* zwei Centrosomen vorhanden sind, die sich aber wegen

ihrer Kleinheit beim Mangel einer Sphäre nicht nachweisen lassen. Erst wenn sie ihre Wirkung auf das Protoplasma auszuüben beginnen, werden sie als solche erkennbar; gleichzeitig oder vielleicht schon etwas früher treten aber auch als vorübergehende Strukturen jene Pseudosphären auf, die vermutlich in eine Kategorie gehören mit den sogleich zu besprechenden künstlichen Astrosphären, die MORGAN durch Veränderung des Salzgehaltes des Wassers hervorgebracht hat, wofür besonders der Umstand spricht, daß auch in MEAD's Fall die multiplen Strahlensysteme bei der Uebertragung in ein anderes Medium auftreten: von der Leibeshöhlenflüssigkeit in Seewasser, dem MEAD einen höheren Salzgehalt zuschreiben zu müssen glaubt.

Sollte sich aber bei weiterer Untersuchung ergeben, daß die beiden Sphären der I. Richtungsspindel wirklich zwei von jenen zahlreichen sind, die vorher die ganze Ovocyte durchsetzen, so würde auch damit noch immer nicht bewiesen sein, daß es sich um eine Neubildung von Centrosomen handelt. Denn es wäre denkbar, daß in den Ovocyten I. Ordnung eine starke Vermehrung des ursprünglichen einfachen Centrosoms stattgefunden hat, so daß schließlich zahlreiche vorhanden sind, die sich dann wieder bis auf eines (oder zwei) rückbilden. Es wäre dieser Prozeß vergleichbar der Vermehrung der Infusorien-Nebenkerne vor der Konjugation, wobei dann auch alle so gebildeten Kerne bis auf einen zu Grunde gehen. Gerade für die Ovocyten aber wäre ein solcher als Reminiscenz zu deutender Prozeß nicht ganz unwahrscheinlich; denn wie noch jetzt die Richtungskörperbildung erkennen läßt, sind in der Ovogenese ursprünglich vorhandene Zellteilungen mehr oder weniger vollständig rückgebildet worden; und solche unterdrückte Zellteilungen könnten eben noch hier und dort durch Centrosomenteilungen angedeutet sein.

Diesen Befunden an normalen Zellen reihen sich nun endlich MORGAN's (84, 85) künstliche Astrosphären an, dadurch hervorgebracht, daß Eier in gewisse Salzlösungen gebracht und nach einiger Zeit wieder in ihr normales Medium (Seewasser) zurückversetzt werden. Daß diese Prozedur in verschiedenen Eiern sphärenartige Bildungen an beliebigen Punkten im indifferenten Protoplasma hervorrufen kann, dürfte durch MORGAN's Befunde über jeden Zweifel sichergestellt sein; aber damit nicht genug, sollen sich diese artificiellen Sphären unter Umständen dem Kern gegenüber ganz so wie die karyokinetischen Radiensysteme ver-



halten, und MORGAN spricht es direkt aus, daß unter den von ihm gesetzten Bedingungen Centrosomen *de novo* entstehen, die vollkommen auf diese Bezeichnung Anspruch machen können.

So interessant nun auch die thatsächlichen Ergebnisse MORGAN's jedenfalls sind, so muß doch gesagt werden, daß dieselben einen höchst fragmentarischen Charakter besitzen, was gewiß mit den großen Schwierigkeiten der Untersuchung zusammenhängt. Erstlich läßt sich das, worauf es ankommt, nur an Schnitten erkennen, und da MORGAN sich immer nur auf einzelne Schnitte bezieht, weiß man niemals, was alles in dem Ei vorhanden ist. Zweitens verhalten sich die einzelnen Eier, selbst des gleichen Individuums, offenbar so verschieden gegenüber dem abnormen Medium, daß die Konstruktion des Verlaufs aus verschiedenen abgetöteten Exemplaren etwas sehr Unsicheres ist. Und diese Unsicherheit wächst noch dadurch außerordentlich, daß die Lücken zwischen den einzelnen Stadien, die MORGAN an einander reiht, zum Teil sehr groß sind. Dadurch wird über manche Frage von fundamentaler Bedeutung ein Urteil überhaupt unmöglich gemacht.

Unter diesen Umständen wird es gerechtfertigt sein, wenn ich von einer Analyse der MORGAN'schen Befunde im einzelnen absehe und mich darauf beschränke, meine Ansicht über das Wesentlichste auszusprechen. Vor allem scheint es mir von der größten Wichtigkeit zu sein, daß in der gleichen Zelle neben einander sowohl echte Kinosphären oder Modifikationen von solchen, als auch künstliche Strahlungen vorhanden sein können. Diese Thatsache hat MORGAN für die Ovocyten von *Cerebratulus* festgestellt. Hier treten einerseits als vorübergehende Bildungen die künstlichen Astrosphären auf, andererseits verwandelt die Salzlösung die Sphären der Richtungsspindeln in riesige Strahlensonnen, in deren „Mittelzone“ nach einiger Zeit eine Menge kleiner Sphären entstehen, die sich dann im Protoplasma verteilen.

Für diese letzteren Gebilde wäre es nun durchaus möglich, daß sie nicht künstliche, sondern echte durch Centrosomen bedingte Sphären, wenn auch von ganz abnormer Art, wären. Denn es ist nach den Bildern MORGAN's (speziell Fig. 67) denkbar, daß sich die Centriolen der Richtungsspindel sehr stark vermehren und daß diese Körperchen nach einiger Zeit aus dem riesig angewachsenen Centroplasma kleine Centrosomen um sich bilden, welche ihrerseits zur Bildung von Sphären Veranlassung geben.

Auch für das Seeigel-Ei halte ich es für nahezu sicher, daß die in MORGAN's Versuchen auftretenden Astrosphären von zweier-

lei Art sind. Wir wissen besonders durch die Untersuchungen von O. und R. HERTWIG (66, 64) und von ZIEGLER (109), daß durch mancherlei Reize am Eikern des Seeigel-Eies Strahlungen hervorgerufen werden, die wir nicht in die Kategorie der künstlichen Astrosphären MORGAN's stellen dürfen. Denn erstens sind sie an den Eikern gebunden und zweitens treten sie in gewissen Fällen, so in den R. HERTWIG'schen Strychninversuchen in regulierter Zahl: eines oder zwei, auf, wenn sie auch unter anderen Bedingungen multipolar sind. Hier haben wir es, wie schon öfter hervorgehoben, mit Strahlungen zu thun, die offenbar auf der Anwesenheit eines Eicentrosoms oder seines Aequivalents beruhen, also echte Sphären sind. Da ihr Auftreten durch sehr verschiedenartige Reize ausgelöst werden kann, auf der einen Seite Strychnin und Chloral, auf der anderen durch den Reiz des eingedrungenen, aber an seiner Vereinigung mit dem Eikern verhinderten Spermakopfes, so ist es sehr wahrscheinlich, daß die von MORGAN benutzten Salze, speciell das Magnesiumchlorid, die gleiche Wirkung haben; und ich habe schon in der Einleitung die LOEB'sche Parthenogenese des Seeigel-Eies, die ja gleichfalls durch  $MgCl_2$ -Lösung hervorgebracht wird, in dieser Weise erklärt. Ist dies richtig, so ist kaum zu bezweifeln, daß MORGAN bei seinen Versuchen mit Arbacia-Eiern zweierlei Strahlungen neben einander gehabt hat: die durch das Ovocentrum, bezw. dessen Abkömmling bedingten und rein artificiellen. Damit stehen auch seine Figuren, soweit sie überhaupt ein Urteil gestatten, im Einklang; denn solche Sphären, wie sie in Fig. 2 und 18 im Umkreis der Chromosomen des Eikerns abgebildet sind, scheinen frei im Protoplasma nicht vorzukommen; es wäre jedenfalls eine sonderbare Unterlassung, wenn MORGAN sie nur nicht abgebildet hätte.

Gegen diese Deutung könnte vielleicht eingewendet werden, daß die im Umkreis des Kerns auftretenden Figuren in der Regel, vielleicht immer, pluripolar sind. Allein dies ließe sich in einfacher Weise so erklären, daß während des Liegens in der MORGAN'schen Salzlösung eine mehrmalige Teilung des Ovocentrums oder eine pathologische simultane Mehrteilung stattgefunden hat<sup>1)</sup>. Auch

---

1) Der wesentliche Unterschied zwischen den MORGAN'schen und den LOEB'schen Versuchen würde wahrscheinlich darin beruhen, daß sich bei letzteren das Ovocentrum, wenigstens in jenen Fällen, wo aus dem Ei etwas wird, in zwei Tochtercentrosomen teilt und unmittelbar darauf die erste Kern- und Zellteilung erfolgt, worauf der Prozeß in gleicher Weise weitergeht.

in den Chloralversuchen von O. und R. HERTWIG sind die Mitosen des Eikerns direkt pluripolar, während in den Strychninexperimenten von R. HERTWIG ausnahmslos einpolige oder zweipolige Figuren auftreten.

Ist diese Erklärung richtig, so möchte ich weiterhin glauben, daß auch die Pole der sog. „nuclear spindles“, die sich bei MORGAN's Arbacia-Versuchen auf späteren Stadien zeigen, von dem Eicentrosoma, und zwar durch Vermittelung der Centren jener eben besprochenen Sphären abstammen. MORGAN sagt zwar, daß die nuclear spindles mit den zuerst auftretenden Sphären in keiner Beziehung zu stehen scheinen; allein das Wenige, was hier an Beweismitteln vorliegt, könnte sehr wohl so zu deuten sein, daß sie nicht von den rein künstlichen Strahlungen abzuleiten sind. Eine genetische Beziehung der nuclear spindles zu einzelnen der früher vorhandenen Sphären ist absolut nicht auszuschließen. Wenn MORGAN diese Beziehung leugnet, so scheint er hierzu besonders auch dadurch veranlaßt worden zu sein, daß ihm die beiderlei Bildungen als etwas sehr Verschiedenartiges vorkommen. Ich halte jedoch die Aufstellung eines solchen Gegensatzes nicht für gerechtfertigt. Der ganze Unterschied ist der, daß im einen Falle lediglich die achromatische Kernsubstanz oder der zwischen dem Centrosom und den Chromosomen gelegene Bereich faserig differenziert wird, im anderen die ganze protoplasmatische Umgebung. Auch in dieser Hinsicht sind wieder die Ergebnisse von O. und R. HERTWIG von großer Bedeutung, indem sie beweisen, daß es offenbar nur sehr geringfügiger Unterschiede in den Bedingungen bedarf, damit die eine oder andere Art von Figuren entsteht.

Die Annahme einer Neubildung von Centrosomen entbehrt also so weit jeder Begründung. Nun hat aber MORGAN noch ein Argument angeführt, dem er offenbar eine große Bedeutung beimißt, daß nämlich die Centrosomen der fraglichen nuclear spindles in Proportion zur Zahl der Kernelemente auftreten. „Where many chromosomes form a group there are present several nuclear spindles with their centrosomes, where few chromosomes form a group a single nuclear spindle develops“ (p. 464). Ehe ich zu einer Erklärung dieser Erscheinung schreite, wird es am Platze sein, darauf hinzuweisen, daß es für diejenigen Fälle, welche uns in der vorliegenden Frage ein Urteil gestatten, außer Zweifel steht, daß eine direkte Beziehung zwischen der Zahl der Chromosomen und der Kernelemente nicht existiert. Schon im Jahre 1888



(13, S. 187) habe ich diese für die Centrosomenlehre fundamentale Frage an der Hand verschiedener abnormer Fälle im *Ascaris*-Ei ausführlich erörtert und bin dort zu dem Schluß gekommen, „daß zwischen der Menge der Kernsubstanz und der Zahl der Pole keinerlei Beziehungen obwalten“. „Der Kern, ob groß, ob klein, trifft unter allen Umständen die nämlichen Vorbereitungen zur Teilung, die in der Bildung isolierter chromatischer Elemente und deren Spaltung in zwei Hälften bestehen; zu wie viel neuen Kernen sich diese Tochterelemente gruppieren werden, ob sie alle wieder in einen einzigen Kern zusammenkommen, oder ob 2, 3 oder mehr Tochterkerne entstehen werden, darauf ist die Kernsubstanz ohne allen Einfluß. Der Kern teilt sich nicht, sondern er wird geteilt.“

Zwingen nun die MORGAN'schen Befunde, diese Sätze umzustoßen? Meiner Meinung nach durchaus nicht; seine Resultate stehen im Gegenteil damit in vollem Einklang. Denken wir uns nämlich eine mitotische Figur mit zahlreichen Polen, wie solche in den Anfangsstadien der MORGAN'schen *Arbacia*-Versuche vorliegen, so wird jeder Pol im allgemeinen nur eine geringe Zahl von Tochterchromosomen an sich zu binden vermögen (vergl. hierüber meine Ausführungen in 13, S. 180 ff.). Für den weiteren Verlauf giebt es nun zwei Möglichkeiten. Rückt ein Pol mit seinen Chromosomen von den übrigen weit ab, so wird hier ein einzelner kleiner Kern entstehen. Beim nächsten mitotischen Prozeß bildet sich an dieser Stelle, falls das Centrosom sich normal geteilt hat, eine zweipolige Spindel mit so vielen Chromosomen, als in den Kern eingegangen waren. Die andere Möglichkeit ist die, daß viele Pole mit ihren Chromosomen nahe bei einander liegen bleiben. Dann entsteht aus allen Tochterplatten ein gemeinsamer riesiger Kern, der von sämtlichen beteiligten Chromosomen umgeben ist. In diesem Falle muß bei der nächsten mitotischen Periode wieder eine multipolare Figur entstehen, zwischen deren Polen sich sehr viele Chromosomen verteilt finden. Damit haben wir die einfachste Erklärung für die von MORGAN konstatierte, natürlich nur sehr annähernde Proportionalität.

Fasse ich nach diesen Auseinandersetzungen meine Meinung über die im Seeigel-Ei zu beobachtenden Strahlungen zusammen, so müssen hier dreierlei Bildungen scharf unterschieden werden:

1) Strahlensysteme, die durch das *Spermocentrum* und dessen Abkömmlinge bedingt sind. Sie sind thätig, und zwar, wie ich schon früher (16) aus meinen Versuchen über die Befruchtung

kernloser Eifragmente geschlossen habe, ausschließlich tätig bei der normalen Entwicklung.

2) Strahlensysteme, die durch das Ovocentrum und dessen Abkömmlinge bedingt sind. Auf ihnen beruht die Entwicklung bei der von LOEB entdeckten Parthenogenese.

3) Strahlungen, die unter dem Einfluß gewisser Agentien überall im Protoplasma auftreten können, um nach kürzerer oder längerer Zeit wieder zu verschwinden, die von MORGAN entdeckten künstlichen Astrosphären.

Sowohl das Spermocentrum wie das Ovocentrum vermehrt sich typischer Weise durch Zweiteilung. Für letzteres scheint mir dies durch die Strychninversuche von R. HERTWIG (64) bewiesen zu sein. Wie oben schon erwähnt, ist eine solche typische Vermehrung des Ovocentrums und seiner Abkömmlinge für die LOEB'sche Parthenogenese anzunehmen. Spermocentrum und Ovocentrum können jedoch, wie ich aus gewissen Experimenten von O. und R. HERTWIG (66) schließen zu müssen glaube, unter abnormen Bedingungen eine simultane Mehrteilung erleiden, welche stets pathologische Produkte zur Folge hat.

Was schließlich MORGAN's Versuche anlangt, so handelt es sich bei ihnen neben den vorübergehenden und an den mitotischen Prozessen gänzlich unbeteiligten artificiellen Astrosphären um das in pathologischer Vermehrung begriffene Ovocentrum und dessen Abkömmlinge. Die späteren Generationen dieser Abkömmlinge erregen aus einem unbekannten Grunde keine Protoplasmastrahlung.

So sehr ich von der Richtigkeit der gegebenen Deutung überzeugt bin, so möchte ich doch nicht unterlassen, hier noch die Frage zu untersuchen, welchen Einfluß auf unsere Vorstellungen es haben müßte, wenn weitere Untersuchungen zeigen würden, daß wirklich rein künstliche Astrosphären bei günstiger Lage an dem Aufbau karyokinetischer Figuren beteiligt sein können. Gewiß wäre damit etwas sehr Wichtiges festgestellt, nämlich dieses, daß echte Kinosphären auf andere als die von Centrosomen ausgehenden Reize entstehen können. Für die Centrosomenlehre selbst aber würde es sich noch darum handeln, zu zeigen, was aus dem Centrum einer solchen Sphäre wird. Ist es ein selbstständiges Gebilde mit der Fähigkeit, sich durch Teilung zu vermehren, so daß seine Teilstücke wieder Kinosphären erzeugen, dann ist bewiesen, daß Centrosomen künstlich erzeugt werden können. Bildet sich dagegen ein derartiges teilungsfähiges Central-

gebilde nicht, sondern entstehen alle diese folgenden Sphären samt ihren Centren wieder ganz neu, so können diese Centren, mögen sie sich auch noch so klar als in Eisenhämatoxylin schwarz färbbare Körperchen darstellen, auf den Namen Centrosomen keinen Anspruch machen.

Diese Frage nach der **Teilungsfähigkeit**, nach dieser neben der Sphärenerregung zweiten Fundamentealeigenschaft der Centrosomen, wird von MORGAN gar nicht berührt. Und doch ist darin die weitere gewichtige Frage eingeschlossen, ob die künstlichen Centralkörper im Stande sind, die durch Erbschaft von einer Zellengeneration auf die nächste übertragenen Centrosomen zu ersetzen oder nicht. Denn die Bildung von Kinosphären genügt, wie im vorigen Kapitel ausführlich gezeigt worden ist, nicht, um eine Zelle zu normaler Vermehrung zu befähigen und damit einen lebensfähigen Organismus entstehen zu lassen oder zu erhalten; es müssen vielmehr Einrichtungen vorhanden sein, welche bewirken, daß in der Zelle vor der Teilung 2 und nicht mehr als 2 Kinosphären auftreten. Diese Einrichtungen sind aber, wie oben gezeigt, gegeben in dem durch Zweiteilung sich vermehrenden Centrosom<sup>1)</sup>. Daß diese Fähigkeit der Zweiteilung oder überhaupt der Teilung den Centren der künstlichen Astrosphären MORGAN's zukommt, scheint mir nach allem, was er über die peripher gelegenen Strahlungen mitteilt, ausgeschlossen zu sein. Und damit ist in meinen Augen ihr Urteil gesprochen.

Daran würde auch die, für mich freilich sehr unwahrscheinliche Möglichkeit nichts ändern, daß die künstlichen Astrosphären unter Umständen mitotische Vorgänge bewirken, die denen in normalen Zellen sehr täuschend ähnlich sehen. So überraschend ein solches Verhalten auch wäre, ohne Analogie scheint es mir nicht zu sein. Gewiß wird man annehmen müssen, daß die Sphärenbildung ursprünglich überall von Centrosomen abhängig war; allein die Sphäre ist eine Differenzierung des Protoplasmas, und es ist denkbar, daß das Protoplasma in manchen Zellen hierin so selbständig geworden ist, daß ein gewisser Reiz, der unter abnormen Verhältnissen auch von etwas anderem als einem Centrosom ausgehen kann, genügt, um Sphärenbildung und alle die Vor-

---

1) Deshalb heißt es in meiner Definition des Centrosoma (17, S. 60): Unter Centrosoma verstehe ich ein der entstehenden Zelle in der Einzahl zukommendes distinktes dauerndes Zellenorgan, das, durch Zweiteilung sich vermehrend, die Centren für die entstehenden Tochterzellen liefert.



gänge auszulösen, die zur Durchführung des karyokinetischen Prozesses notwendig sind. Ich glaube, daß wir in der Ontogenese viele solche Prozesse haben, die ursprünglich in ihrem Verlauf durch andere bewirkt, nun unabhängig von diesen ablaufen; einen etwas ferner liegenden, aber seiner Sicherheit wegen brauchbaren Vergleich bieten gewisse Sexualverhältnisse. Die komplizierten sekundären Geschlechtsfunktionen, als Erektion, Begattungstrieb, Coitus, Ejakulation, sind ursprünglich alle durch die Hoden veranlaßt. Allein diese Mittel, den Samen an den richtigen Ort zu bringen, sind so selbständig geworden, daß sie in typischer Succession durch bloße Vorstellungen ausgelöst werden können, nachdem Hoden gar nicht mehr vorhanden sind. Diesem Begattungsvorgang ohne männliche Geschlechtsdrüse möchte ich die Bildung und Thätigkeit der künstlichen Astrosphären vergleichen<sup>1)</sup>. So wenig der Coitus ohne Sperma dem weiblichen Organismus die Entwicklungsfähigkeit seiner Zeugungstoffe gewährt, ebensowenig sind die centrosomenlosen Astrosphären im Stande, jene geregelten Kern- und Zellteilungen zu veranlassen, welche zur Entwicklung eines Organismus unumgänglich notwendig sind.

Nachdem ich hiermit gezeigt zu haben glaube, daß alle aufgeführten Erscheinungen nicht im Entferntesten einen Beweis für eine Neubildung von Centrosomen bilden, möchte ich noch auf einige Thatsachen hinweisen, welche von ganz allgemeinen Gesichtspunkten aus gegen Annahmen sprechen, wie sie im Vorstehenden betrachtet worden sind. Wenn eine Zelle von einer mit einem Centrosom ausgestatteten Mutterzelle durch karyokinetische Teilung abstammt, muß auch sie bei ihrer Entstehung ein Centrosom enthalten. Warum nun nicht auf dem einfachen und für zahlreiche Fälle sicher nachgewiesenen Weg der Zweiteilung aus diesem Körperchen, die beiden für die nächste Teilung notwendigen Centrosomen entstehen sollen, ist nicht einzusehen. Wozu Rückbildung und dann wieder Neubildung, und gar Neubildung von zahlreichen Centren, welche für die Auswahl von 2 schließlich funktionierenden oder für die Verschmelzung derselben zu 2 Polen wieder besondere Kräfte verlangen?

Wenn überhaupt eine Auswahl, oder Bildung von zwei Centrosomen aus einer größeren Anzahl stattfinden

---

1) Immer unter der Voraussetzung, daß diese artificiellen Gebilde das, was MORGAN ihnen zuschreibt, in der That leisten.

kann, so müßte man diese Erscheinung doch vor allem dort erwarten, wo sie wirklich notwendig wäre, nämlich, wo eine Zelle infolge einer Abnormität eine Ueberzahl von Centrosomen enthält. Allein davon ist nichts bekannt. Wenn, wie dies bei Seeigel-Eiern durch Unterdrückung der Zellteilung so leicht erreichbar ist, die Zahl der Centrosomen abnorm erhöht worden ist (vgl. BOVERI, 19), so zeigt sich, daß die Eizelle dieser Ueberzahl von Centrosomen einfach preisgegeben ist, sie vermag sich ihrer nicht zu erwehren. Ganz ebenso ist es nach HEIDENHAIN in den Riesenzellen des Knochenmarks, und das Gleiche zeigen die Erscheinungen der Polyspermie. Falls nicht, wie bei der physiologischen Polyspermie gewisser Wirbeltiere und Arthropoden die überzähligen Spermaköpfe gleich von Anfang an in den Dotter eliminiert oder erstickt werden, entstehen, der Zahl der eingedrungenen Spermaköpfe entsprechend, multiple Sphären und veranlassen ein pathologisches Produkt. Um angesichts solcher Thatsachen die Lehre von der Permanenz der Centrosomen zu erschüttern, sind sicherlich bessere Beweismittel nötig, als sie bisher erbracht werden konnten.

Im Anschluß an die erörterten Fragen sei hier noch kurz die gleichzeitig von LENHOSSÉK (76) und HENNEGUY (59) aufgestellte Hypothese erwähnt, wonach die Basalkörperchen an den Cilien der Flimmerzellen als Centrosomen oder Centriolen anzusehen wären. Eine weitere Erörterung über die Wahrscheinlichkeit dieser Hypothese scheint mir unfruchtbar zu sein; es handelt sich einfach darum, ob die Entstehung der Basalkörperchen aus dem der Flimmerzelle bei ihrer Bildung zukommenden Centrosom nachgewiesen werden kann oder nicht. Wird sich bei dieser Feststellung ergeben, daß die Hypothese richtig war, so erhebt sich die wichtige Frage, wie es mit der Teilungsfähigkeit solcher Zellen bestellt ist. Nach HENNEGUY teilen sich die Flimmerzellen überhaupt nicht mehr; er ist der Meinung, daß die zahlreichen Centren nur noch dazu da sind, die äußere Bewegung zu beherrschen. Dann würde bezüglich des Verhältnisses der Centrosomen zur Zellteilung hier nichts Neues vorliegen; der Schluß, den ich früher aus den bekannten Thatsachen gezogen habe (17): daß eine normale Zelle nicht mehr als höchstens 2 Centrosomen besitzen dürfe, müßte nur, wie dies ja auch damals schon gedacht war und aus dem Zusammenhang hervorgeht, dahin präzisiert werden, daß in einer zu normaler Teilung befähigten Zelle nicht mehr als 2 Centrosomen vorhanden sein

können, wogegen in Zellen, die sich nicht mehr teilen, zu anderen Zwecken eine Vermehrung der Centrosomen stattfinden könnte.

LENHOSSÉK hat darauf aufmerksam gemacht, daß HAMMAR (50) eine karyokinetische Teilung von Flimmerzellen beobachtet haben will. Bestätigt sich diese Angabe, für die ich in den Abbildungen HAMMAR's keinen Beweis erkennen kann, so wäre es eine für die Centrosomenlehre höchst interessante Frage, in welcher Weise die Teilungsfigur entsteht. LENHOSSÉK's Lösung (S. 118), daß dabei von den Basalkörperchen einfach 2 als Polkörperchen Verwendung finden, klingt zwar sehr einfach, dürfte aber der Zelle selbst nicht ohne komplizierte Einrichtungen möglich sein. Immerhin wäre es denkbar, daß bei der angenommenen Vermehrung des der Zelle zunächst in der Einzahl zukommenden Centrosoms, vermittelt einer Art inäqualer Teilung, wie sie z. B. bei der Furchung des *Ascaris*-Eies zwischen den Blastomeren zu konstatieren ist, einer der Abkömmlinge besondere Qualitäten bewahrt, die dieses Körperchen allein zur Einleitung eines karyokinetischen Prozesses befähigen, während die anderen diese Eigenschaft verlieren; oder, wie man es ausdrücken müßte, wenn man die Erzeugung der Teilungsfigur als Charakteristikum des Centrosoms beibehalten wollte: daß sich von dem ursprünglichen Centrosom eine Anzahl von besonderen Körperchen als Cilienkörperchen abgespalten haben.

#### b. Neubildung von Centrosomen aus dem Kern. Homologie des Centrosoms.

Nachdem ich im vorigen Abschnitt dargelegt habe, daß alle Behauptungen einer Neubildung von Centrosomen aus dem Protoplasma einer ernstlichen Kritik nicht standhalten können, fragt es sich, ob vielleicht der „Kern“ befähigt ist, Centrosomen neu zu bilden. In diesem Sinne spricht R. HERTWIG (65, p. 70) von einer Neubildung des Centrosoma bei *Actinosphaerium* und ist der Meinung, daß Ähnliches weiter verbreitet sein möge. So heißt es dort: „Ich möchte daher an dieser Stelle der Erwägung Raum geben, ob man in der Neuzeit in der pflanzlichen und tierischen Histologie nicht allzu sehr bereit ist, aus der Anwesenheit von Strahlungen einen Rückschluß auf die Anwesenheit von Centrosomen zu machen und demgemäß etwaige, wenn auch undeutliche, Strukturen als solche zu deuten, was zur Folge haben muß, daß man, die Centrosomen für Dauerorgane der Zelle erklärend, sich selbst der Möglichkeit beraubt, über ihre Entwicklung ins Klare zu kommen.“



Ehe ich nun auf diese Frage näher eingehe, ist es notwendig, ein in neuerer Zeit vielfach erörtertes Problem zu besprechen, ob nämlich in Zellen, welche keine Centrosomen enthalten, Aequivalente dieser Bildungen vorhanden sind. Viele Autoren stimmen in der Meinung überein, daß wir in achromatischen Teilen gewisser Kernformen, wie sie besonders bei Protozoen vorkommen, das Homologon des Centrosoms zu erkennen haben; BÜTSCHLI (24), R. HERTWIG (62—65), LAUTERBORN (74), M. HEIDENHAIN (54), SCHAUDINN (94—96) u. a. haben sich in diesem Sinne geäußert, und es ist vor allem R. HERTWIG wiederholt und mit den gewichtigsten Argumenten für eine solche Gleichsetzung eingetreten. Ich selbst bin hierbei mehrfach als Gegner derselben angeführt worden, jedoch nicht mit Recht. Denn was ich bei meiner Erörterung dieser Frage 1895 (17) hervorhob, war nur, daß unsere Kenntnisse meines Erachtens zu lückenhaft seien, um ein sicheres Urteil zu gestatten; für positiv verfehlt habe ich lediglich die Hypothese erklärt, daß das Centrosom der Metazoenzelle dem Mikronucleus, der Kern dem Makronucleus der Ciliaten zu vergleichen sei. Nachdem ich kurz darauf an MAC FARLAND's Präparaten die außerordentliche Uebereinstimmung einer Centrosomenteilung mit der Teilung gewisser Protozoenkerne kennen gelernt hatte und nachdem gleichzeitig in unserer Kenntnis der Teilungsvorgänge bei Protozoen wichtige Fortschritte erreicht worden waren, habe ich mich schon 1896 (19) der zuerst von R. HERTWIG formulierten Auffassung im wesentlichen angeschlossen.

Für unsere gegenwärtigen Betrachtungen würde es zu weit abliegen, die mannigfachen Zustände, welche bei den Einzelligen bisher konstatiert worden sind, auf ihr Verhältnis zur Centrosomenlehre zu untersuchen; ich verweise hier auf die Erörterungen von R. HERTWIG (64, 65), LAUTERBORN (74), SCHAUDINN (96), CALKINS (27), E. B. WILSON (106) u. a. Die Protozoenkerne, um die es sich bei unseren Vergleichen handelt, sind solche, welche trotz des Mangels von Centrosomen doch eine Anknüpfung an die Verhältnisse der Metazoen gestatten; Kerne nämlich, wie sie auch in gewissen Zellen der letzteren wiederkehren, deren Teilung zwar unter der Erscheinung einer zweipoligen „Spindel“ abläuft, bei denen diese Spindel aber nicht als etwas Sekundäres zwischen 2 vorher vorhandenen Polen (Centrosomen) auftritt, sondern direkt durch Umformung des ganzen Kernes in einen spindelförmigen, faserigen Körper entsteht, dessen Enden sich unter Um-

ständen durch eine besondere Ausbildung von dem mittleren faserigen Bereich abheben können.

Solche Kernteilungsformen kennen wir einerseits von den Ovocyten verschiedener Tiere; ich habe auf ihr Vorkommen und ihre auffallende Abweichung von den typischen Mitosen der Metazoen, wie auf ihre große Uebereinstimmung mit Protozoenkernen zuerst bei Nematoden aufmerksam gemacht (10); sehr verbreitet sind sie andererseits bei Protozoen, speciell in der Klasse der Ciliata. Nachdem nun MAC FARLAND für die Ovocyten von *Dialula* zum ersten Mal den Nachweis erbracht hat, daß hier bei der Teilung des Centrosoms ein spindelförmiger Körper entsteht, an dessen Polen sich die Tochtercentrosomen differenzieren, ist es möglich, eine Reihe aufzustellen, welche von dem Typus der Teilung eines Infusorien-Nebenkernes zu demjenigen überleitet, wie er z. B. im *Ascaris*-Ei verwirklicht ist.

Die nebenstehende Figur C wird dies anschaulich machen. Querreihe I zeigt einen schematischen Längs- und Querschnitt (a und b) durch den Mikronucleus eines ciliaten Infusorimus im Spindelstadium. Innerhalb der längsellipsoiden Kernmembran hat sich die achromatische Kernsubstanz zu einem parallelen Faserwerk differenziert, und diese Fasern laufen an den beiden Enden in ein anscheinend dichteres polares Areal zusammen (vergl. hierüber R. HERTWIG (63)). Das Chromatin ist im Innern der Spindel zur Aequatorialplatte angeordnet.

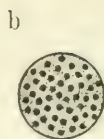
Einen wesentlich gleichen Typus zeigen uns die Ovocytenspindeln bei *Ascaris* (vergl. meine Beschreibung und die zugehörigen Abbildungen von *Asc. megaloccephala* und *lumbricoides*, 10, S. 74 und 75). Auch hier ist es der Kern (Keimbläschen), bzw. eine ihn durchsetzende dichte, achromatische Substanz, welche durch Streckung und Differenzierung die Spindel liefert, auch hier wird die Bipolarität der Teilungsfigur durch den Kern selbst bewirkt. Genau wie bei den betrachteten Protozoenkernen fehlt jede Beziehung der Pole zur Zellsubstanz, wie dort liegen die Chromosomen im Innern des spindelförmigen Körpers. Bemerkenswert ist, daß bei *Ascaris megaloccephala*, wie FÜRST (46) gezeigt hat, in den beiden dichteren Polansammlungen manchmal je ein winziges Körnchen zur Beobachtung kommt, das vielleicht als Centriol zu deuten ist.

Querreihe II unserer Figur stellt einen Kernteilungstypus dar, der bei aller Uebereinstimmung mit dem vorigen doch schon einen ersten Schritt zu der später so hochgradigen Sonderung zwischen

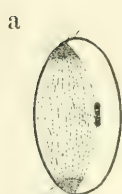
Textfigur C.



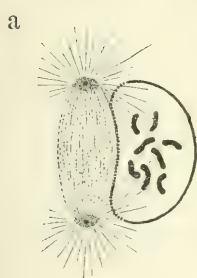
I



II



II'



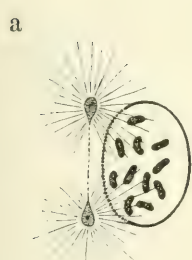
b



III



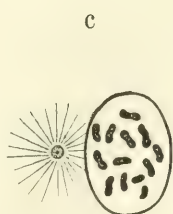
d



b



IV



d





den zunächst eng vereinigten Elementen darstellt. Es ist ein Typus, wie ihn die den Mikronuclei der typischen Ciliaten zu vergleichenden Kerne der Opalinen darbieten. Wie schon PFITZNER (87) gezeigt hat, füllt hier die Faserspindel das Kernbläschen nicht völlig aus, sondern es bleibt ein, wohl nur von Kernsaft ausgefüllter Raum rings um die Spindel übrig. Die Chromosomen der Aequatorialplatte durchsetzen die Spindel nicht mehr, sondern sind auf ihrer Oberfläche im Kreis angeordnet (IIb). Es scheint, als ob von den Spindelpolen eine sehr schwache Protoplasmastrahlung ausgehe<sup>1)</sup>. Eine nur untergeordnete Variation dieses Verhaltens wäre die hypothetische in II' gezeichnete, wo die Spindel nicht axial verläuft, sondern an die eine Seite gerückt ist. In beiden Fällen haben wir einen von der Spindel, wenn auch nur vorübergehend, unterscheidbaren Kernraum, in welchem die Chromosomen liegen.

Dieser zunächst so unscheinbare Gegensatz führt nun auf einer höheren Stufe zu einer vollkommenen Scheidung und damit zu Verhältnissen, von denen wir einen relativ primitiven Typus in den Ovocyten von *Dialula* verwirklicht finden. Ein Schema hiervon, welches auf die den Ovocyteinteilungen spezifischen Eigentümlichkeiten keine Rücksicht nimmt, ist in Querreihe III gezeichnet. Fig. a und c stellen im Längs- und Querschnitt ein Stadium dar, wo der Kern kurz vor der Auflösung steht, Fig. b und d entsprechende Ansichten der fertigen Teilungsfigur. Wir begegnen hier der gleichen Faserspindel, wie in dem sich teilenden Infusorienkern; aber die bisher diffusen Verdichtungen an den Polen haben sich jetzt zu besonderen Körpern (Centrosomen) individualisiert, die nun eine von jener Faserung streng zu unterscheidende mächtige Strahlung im Protoplasma (Astrosphäre) erregen. Wie in unserem Typus II liegen die Chromosomen nicht innerhalb der Spindel, sondern in ihrem Umkreis (Fig. III d), wohin sie vermitteltst gewisser von den Centrosomen erregter Fasern (Zugfasern) geführt zu werden scheinen. So bietet also der Querschnitt durch die fertige Teilungsfigur mit dem des Typus II eine auffallende Uebereinstimmung dar; nur fehlt die Abschließung nach außen, die Kernmembran. Dies führt uns nun auf den wichtigsten Unterschied zwischen den

1) Diese Angaben stützen sich auf eine Untersuchung, mit welcher Herr E. TEICHMANN zur Zeit im hiesigen zoologischen Institut beschäftigt ist.

beiden Typen, denjenigen nämlich, der sich in dem gegenseitigen Verhalten der chromatischen und achromatischen Bestandteile der karyokinetischen Figur ausprägt, wenn beide nunmehr in den Ruhezustand übergehen. Bei den Typen I und II ist die Spindel mit den Chromosomen während der Teilungsstadien durch die Kernmembran, welche beide gemeinschaftlich umschließt, zu einem einheitlichen Gebilde vereinigt, im Typus III nicht. Wenn nun hier die vorübergehende Bindung der Chromosomen an die Spindel sich gelöst hat, sind die beiden Bestandteile von einander unabhängig geworden; die Chromosomen erzeugen für sich allein eine ringsum abgeschlossene Vakuole, den „Kern“, neben dem der von der Spindel persistierende Teil: das zum Centrosoma individualisierte Spindelende, als ein selbständiger Körper bestehen bleibt. Dieses Centrosoma repräsentiert also den achromatischen Bestandteil des früheren Kernes, es wächst bei der nächsten Teilung wieder zur Spindel aus, deren Enden sich zu 2 neuen Centrosomen differenzieren und durch die unter ihrer Einwirkung entstehenden, in den sich auflösenden Kern eintretenden Fasern die Chromosomen zum Zwecke ihrer geregelten Verteilung wieder an die Spindel fesseln.

Zu betonen ist für unseren Typus III noch die völlige Auflösung der Faserspindel nach Ablauf der Teilung. Die Kontinuität von einer Spindel zur nächsten wird durch die jeweiligen Spindelenden, soweit sie sich zu Centrosomen individualisiert haben, vermittelt. Im Grunde ist diese Abstoßung das Gleiche, was uns die Schwestermikronuclei der Infusorien in der Abstoßung ihres Verbindungsstiels darbieten. Die beiden Vorgänge sind nur graduell von einander verschieden<sup>1)</sup>.

Aus dem durch *Dialula* repräsentierten Typus leitet sich nun unser letzter (Querreihe IV) in folgender Weise ab. Nachdem die

1) Dem besprochenen Typus dürften, wenn auch unter gewissen Modifikationen, die Zustände einzureihen sein, die SCHAUDINN's wertvolle Untersuchungen bei *Paramoeba eilhardi* (94) aufgedeckt haben, sowie wahrscheinlich auch die Verhältnisse bei *Noctiluca* (ISHIKAWA 69, CALKINS 28, DOFLEIN 32). Was bei *Noctiluca* Sphäre genannt wird, würde sonach, wenigstens in seinem inneren Teil, auf diesen Namen keinen Anspruch machen können, es müßte der Centralspindel + Centrosomen von *Dialula*, bezw. dem bei der Teilung zur Spindel werdenden Bestandteil des Infusorien-Mikronucleus gleichgesetzt werden. CALKINS' „Centrosomen“, wenn sie nicht überhaupt zufällige Bildungen sind (DOFLEIN), müßten als Centriolen in Anspruch genommen werden.

Anordnung der Chromosomen zur Aequatorialplatte nicht mehr im Innern der Faserspindel, sondern außerhalb derselben zu Stande kommt, und zwar bewirkt durch Strahlen, die von den zu Centrosomen individualisierten Spindelenden erregt werden, kann die primäre Faserspindel überhaupt ganz in Wegfall kommen; wir sehen sie in manchen Zellen noch durch ein zwischen den Schwestercentrosomen ausgespanntes Fädchen repräsentiert (IVa), das weiterhin völlig schwindet. Das Centrosom einer jeden Radienkugel teilt sich ohne Bildung eines spindelförmigen Zwischenbereichs direkt in 2 ebensolche Tochtercentrosomen.

Die „Spindel“, die in diesem Falle auftritt (IVb), ist also mit derjenigen der früheren Typen nicht zu vergleichen, mag sie sich nun aus Protoplasma oder aus Kernbestandteilen aufbauen. Sie besteht aus Fasern, die erst unter der strahlererregenden Wirkung der Centrosomen entstehen und die den im Typus III zu den Chromosomen ziehenden Fasern entsprechen.

Hier dürfte noch eine Bemerkung über die „Centralspindel“ am Platze sein. Wir haben dieselbe in unserem Typus III aus dem Centrosoma hervorgehen sehen; es scheint jedoch, daß ein ganz ähnlich aussehendes Gebilde in manchen Fällen erst unter dem Einfluß der bereits völlig von einander gelösten Schwestercentrosomen aus dem Protoplasma entsteht, in der nämlichen Weise wie die Sphärenstrahlen. In diesem Falle wäre die Centralspindel nur ein besonders ausgebildeter Bereich der beiden in einander übergehenden Sphären. Wenn dies wirklich zutrifft, so müssen wir zwei Arten von Centralspindeln unterscheiden, die sich vielleicht funktionell, aber nicht genetisch entsprechen. Ich will die mit dem Centrosom genetisch zusammengehörige Spindel fortan von jenen Spindelfiguren, die sich aus Sphärenstrahlen aufbauen, als *Netrum*<sup>1)</sup> unterscheiden. Den gleichen Namen hat die intranukleäre Spindel des Typus I und II zu führen, die nach den vorausgehenden Betrachtungen damit homolog ist<sup>2)</sup>. Auch ist wohl nichts dagegen einzuwenden, den achromatischen Komplex, als welcher die Spindel im ruhenden Kerne fortbesteht, *Netrum* zu nennen.

1) τὸ νῆτρον die Spindel.

2) Das sog. Nucleolo-Centrosoma, wie es z. B. bei Eulena vorkommt (BLOCHMANN, 7, KEUTEN, 70), ist wahrscheinlich als ein im Innern des Kernes verbleibendes, konzentrierteres und schärfer individualisiertes *Netrum* aufzufassen.



Stimmt man der vorgetragenen Homologisierung zu, so wird es zweckmäßig sein, eine klare begriffliche Scheidung einzuführen. Ist der Kern des Infusoriums, der das Aequivalent des Centrosoms in sich enthält, ein Kern, so ist der Furchungskern des Ascaris-Eies, der hiervon nichts mehr besitzt, sondern ein Centrosom neben sich hat, genau genommen, kein Kern, oder umgekehrt. Und da sich der Name „Nucleus“ ursprünglich auf die Zellen der Metazoen bezieht, so dürfte es sich empfehlen, für Betrachtungen, wie sie uns hier beschäftigen, diejenigen Kerne, die das Cytocentrum in sich enthalten und zu denen vor allem Protozoenkerne gehören, mit einem anderen Namen zu belegen, sie etwa Centronuclei zu nennen. Der Centronucleus differenziert sich auf einer höheren Stufe in einen Nucleus und ein extranukleäres Centrosom<sup>1)</sup>. Diese Absonderung des Centrosoms ist jedoch nicht notwendig so zu denken, daß der zurückbleibende Kern das vorher in ihm gelegene Cytocentrum nunmehr vollständig verloren haben müsse; vielmehr könnte ein diffuses Cytocentrum hier fortbestehen und nur neben dem individualisierten Centrosom für gewöhnlich nicht zur Wirkung kommen. Mit anderen Worten: Centrosom und Centronucleus können in einer Zelle neben einander bestehen.

Entwerfen wir uns nun auf Grund der betrachteten hypothetischen Reihe ein Bild, wie die Centrosomen entstanden sein können, so wird sich folgendes sagen lassen:

Ihr Aequivalent zeigt sich zuerst in dem zur Teilung schreitenden Centronucleus in Gestalt der beiden dichter Polmassen. Die Centrosomen werden also hier nur repräsentiert durch die in geringem Grade differenten Enden eines in Zweiteilung begriffenen und dabei die Form einer faserigen Spindel durchlaufenden Körpers, des Netrums. Selbständigkeit kommt diesen Enden, soweit wir wissen, nicht zu; es scheint nicht, daß sie dauernd als gesonderte Bereiche vorhanden sind und durch Zweiteilung zu den Polplasmen des nächsten Netrums werden; sondern daß dieses in sich selbst die für seine Zweiteilung nötige Eigenschaft besitzt, in eine bipolare Anordnung überzugehen, wobei sich dann eben jedes Ende zu einem vorübergehenden Polknopf differenziert.

Centrosomen entstehen aus diesem Zustande dadurch, daß diese Polknöpfe sich mehr und mehr individualisieren, wobei es

---

1) Der Ausdruck „Kern“ mag als indifferent für beide beibehalten werden.

zweifelhaft bleibt, ob hierbei schon die Centriolen eine Rolle spielen. Es ist nach allen bisherigen Erfahrungen nicht wahrscheinlich, daß diese in den typischen Centrosomen vorhandenen Differenzierungen schon den primitiven Centronuclei der Protozoen zukommen. Meine eigenen Untersuchungen in dieser Beziehung hatten, wie diejenigen anderer Forscher, bisher ein durchaus negatives Ergebnis. Es scheint sonach, daß die Centriolen sekundäre Differenzierungen der Centrosomen sind. Sollten sie aber schon im Centronucleus vorhanden sein und etwa durch ihre Teilung und Lokalisierung die Bipolarität des Netrums bewirken, so würde die Umgestaltung, welche die vorstehenden Betrachtungen zu erleiden hätten, sich von selbst ergeben.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu der Individualisierung der Centrosomen zurück, so würde mit derselben einhergehen die Fähigkeit der Strahlenerregung (Sphärenbildung) und im Zusammenhang damit, die perinetrale Lagerung der Chromosomen. Der wichtigste Fortschritt ist aber der, daß sich nun das jeweilige Netrum nach der Teilung als solches auflöst. Es persistiert von ihm in jeder Tochterzelle als dauerndes „Organ“ nur der Polknopf und aus diesem „Centrosoma“ geht nun das nächste Netrum als dessen bei der Streckung differenzierte Äquatorialzone hervor, während die beiden Enden die neuen Centrosomen darstellen. Das Verhältnis ist also allmählich das umgekehrte geworden. Waren die Polkappen zuerst polare Differenzierungen des in Zweiteilung begriffenen Netrums, so stellt sich jetzt das Netrum als eine äquatoriale Differenzierung der Polmasse (des Centrosoms) dar. So erscheinen von nun an die Centrosomen als das Wesentliche und Dauernde, das Netrum wird zu einem vorübergehenden Verbindungsbereich bei der Centrosomenteilung, der im weiteren Verlauf des phylogenetischen Weges zu einem dünnen Stiel degenerieren und ganz in Wegfall kommen kann, womit dann das durch Zweiteilung sich vermehrende Centrosom in reinster Gestalt vorliegt<sup>1)</sup>. Die karyokinetische Wirksamkeit ist damit gänzlich in die strahlenerregende Fähigkeit der Centrosomen übergegangen.

Es wäre denkbar, daß auch mit diesem Zustande der phylogenetische Weg noch nicht beendet ist. Wie an Stelle des Netrums allmählich dessen polare Differenzierungen in Gestalt der

---

1) Hieraus ergibt sich, daß der einfachste Typus der Centrosomenteilung phylogenetisch nicht der erste, sondern der letzte ist.

Centrosomen zu Dauergebilden werden, so könnten nun auf einer folgenden Stufe die centralen Differenzierungen der Centrosomen: die Centriolen, allein die Kontinuität von einer Zellengeneration zur nächsten vermitteln und sich nur vor jeder Zellteilung aus der Umgebung ein Centrosom differenzieren, welches seinerseits dann die Sphäre hervorbringt. Hierüber werden weitere Untersuchungen Licht bringen.

Fragt man sich, worin der Fortschritt liegt, der durch die Individualisierung eines neben dem Kerne gelegenen Teilungsapparates erzielt wird, so wird man vor allem die viel innigere Beziehung anführen dürfen, in welche die Kernteilung sowohl zeitlich wie räumlich zur Protoplasteilung gebracht wird. Bei den Protozoen mit reinem Centronucleus scheint das Protoplasma in sich die Fähigkeit zur Zweiteilung zu haben, ohne daß hierzu ein sich verdoppelndes Centralorgan nötig ist; denn Fälle, wie die Zweiteilung des vielkernigen Actinosphaeriums oder der vielkernigen Opalinarum, wären sonst nicht möglich. Kernteilung und Protoplasteilung sind hier also relativ unabhängige Vorgänge. Dies ändert sich mit dem Auftreten der Centrosomen. Das sphärenerzeugende Centrosom macht seinen Einfluß gleichzeitig im Kern und im Protoplasma geltend, und in allen Fällen, wo es darauf ankommt, die Kernteilung streng an die Protoplasteilung zu binden und zugleich jedem Kern einen ganz bestimmten Zellenbezirk zuzuweisen, unter Verhältnissen also, wie sie für die Ontogenese der Metazoen maßgebend sind, wird die Bildung von Centrosomen ein Fortschritt sein. Wo dagegen auf eine solche geregelte Protoplasteilung nichts mehr ankommt, wie bei den Teilungen der Ovocyten (Richtungskörperbildung), bei denen es sich ja nur noch um die Beseitigung des einen Kernes handelt, da kann der Teilungsapparat wieder auf den primitiven Zustand zurücksinken, wenn er es auch, wie z. B. die Ovocyntenteilungen der Seeigel und Mollusken beweisen, nicht in allen Fällen thut<sup>1)</sup>.

---

1) Mit der vorgetragenen Anschauung steht scheinbar in Widerspruch, daß nach der Entdeckung R. HERTWIG's bei Actinosphaerium die Individualisierung der Centrosomen gerade denjenigen Kernteilungen vorausgeht, die den Ovocyntenteilungen der Metazoen vergleichbar sind. Es ist jedoch zu beachten, daß die Centrosombildung schon eintritt, ehe die Primärcyste in die Sekundärcysten zerlegt ist, so daß das Erscheinen von Centrosom und Sphäre doch an eine Zellteilung geknüpft erscheint, die mit einer Kernteilung eng verbunden ist.



Ein anderes Motiv für das Selbständigwerden eines im Protoplasma lokalisierten, zur Strahlerregung befähigten Centrosoms könnte ein von der Teilung unabhängiges Bedürfnis nach radiärer Struktur der Zelle sein. In dieser Weise sind vielleicht die Verhältnisse bei Heliozoen zu deuten, deren Kenntnis wir den wichtigen Untersuchungen SCHAUDINN's (96) verdanken.

Endlich könnte der Dualismus von Centrosom und Kern, wie er durch die Individualisierung des ersteren zu einem extranukleären Zellenorgan geschaffen wird, die Bedeutung haben, daß die Teilung zweier oder mehrerer Kerne unter die Herrschaft eines einfachen Teilungsapparates gestellt werden soll. Ein solches Ausgreifen auf 2 Kerne besteht ja in der That bei der Befruchtung der meisten bisher untersuchten tierischen Eier, wo das dem Spermakern zugesellte Teilungsorgan auch die Teilung des Eikernes mit übernommen hat.

Dieser letzte Punkt führt mich nun auf die Besprechung einer Hypothese, die bei phylogenetischen Betrachtungen über die Herkunft der Centrosomen bisher eine besonders große Rolle gespielt hat, daß nämlich als Ausgangspunkt ein zweikerniger Zustand, in meiner Terminologie ein Zustand mit 2 sich parallel teilenden Centronuclei anzunehmen sei, von denen der eine durch Verlust des Chromatins zum Centrosoma, der andere durch Verlust des Cytocentrums zu einem chromatischen Nucleus würde. Dieser Gedanke findet sich zuerst bei BÜTSCHLI (24); auch R. HERTWIG (62, 65) hat ihn als eine Möglichkeit in Betracht gezogen; am konsequentesten tritt er uns neuerdings bei SCHAUDINN (95) und LAUTERBORN (74) entgegen. So wenig nun gegen diese Möglichkeit etwas einzuwenden ist, so wenig dürften die bisher geltend gemachten Argumente zu ihren Gunsten sprechen. Die sog. „Nebenkernschleifen“, die manchen Centrosomen beigelegt sind und die man als rudimentäre Chromosomen des zum Centrosoma gewordenen Centronucleus ansehen zu müssen glaubte, dürften nach den Untersuchungen MURRAY's (86) wohl kaum mehr auf diese Deutung Anspruch machen können. Die Frage wird also die sein, ob der postulierte Ausgangszustand zweier sich neben einander parallel teilender Centronuclei irgendwo besteht. Wir kennen ein solches Verhalten von den ciliaten Infusorien in dem Dualismus von Makro- und Mikronucleus; allein daß dieser Zustand nicht zu dem Dualismus von Kern und Centrosoma führen kann, ist seit meiner Erörterung dieser Frage (17) wohl allgemein anerkannt. Man hat nun neuerdings in der, wie

der Name sagt, zweikernigen *Amoeba binucleata*, deren Teilung SCHAUDINN (95) beschrieben hat, einen Ersatz für die Ciliaten zu finden geglaubt. SCHAUDINN selbst, LAUTERBORN und R. HERTWIG (65) haben dieses Protozoon als Ausgangspunkt einer Reihe aufgestellt, welche schließlich zu dem typischen Gegensatz von Centrosom und Kern führen würde. Hierbei wurde jedoch übersehen, daß bei *Amoeba binucleata* von einem Dualismus, wie er sowohl zwischen dem Makro- und Mikronucleus der Ciliaten, wie auch zwischen Kern und Centrosoma besteht, gar nicht die Rede sein kann. Denn wir haben hier ja nicht 2 sich parallel teilende Kerne, die in ihren beiderseitigen Abkömmlingen von Generation zu Generation neben einander hergehen; sondern es handelt sich hier offenbar um die gleiche Erscheinung wie bei den zweikernigen *Opalina*-Arten (vgl. ZELLER, 108), daß nämlich die Kernteilung der zugehörigen Zellteilung außerordentlich vorseilt. So besteht der, einer jeden Zellteilung vorausgehende zweikernige Zustand ungemein lang. Kommt es endlich zur Protoplasmateilung, so schicken sich die Tochterkerne schon ihrerseits wieder zur Teilung an, so daß die Tochtertiere bereits als zweikernig ihre Existenz beginnen. Wie dieser Zustand zu einer Einnischung des einen Centronucleus in die Teilung des anderen führen und damit der eine zum Nucleus, der andere zum Centrosom werden soll, ist nicht einzusehen.

Die vorläufig einzige Grundlage, wie man die in Rede stehende Differenzierung an die parallele Teilung zweier Kerne anknüpfen könnte, ist meines Erachtens in der Befruchtung gegeben. Hier sehen wir ja in der That die Teilung zweier Kerne vermittelt durch ein zu dem einen Kern, dem Spermakern, gehöriges Centrosoma, das selbst bei Lähmung des Spermakernes die Teilung des Eikernes dirigiert (BOVERI, 12). Versetzen wir diesen Zustand auf eine primitive Form zurück, so würde also das Spermatozoon einen Centronucleus, das Ei nur einen Nucleus beisteuern. Da nun ursprünglich, wie uns die Konjugation lehrt, in den beiden kopulierenden Zellen Centronuclei vorhanden sind, so würden wir zu dem Resultat kommen: es findet eine sexuelle Differenzierung in der Weise statt, daß die weibliche Zelle ihren Teilungsapparat verliert<sup>1)</sup> und die Teilung ihres Kernes von dem Centronucleus der männlichen Zelle mitbesorgt wird. Dies würde von Seiten dieses männlichen Centronucleus eine Wirkung über sich selbst hinaus verlangen, womit überhaupt der erste Schritt zu einer

1) oder inaktiv werden läßt (siehe unten).

Gegensätzlichkeit von Teilungsapparat und Kern gethan wäre. Man könnte, wenn auch nicht völlig zutreffend, sagen: in Hinsicht auf den weiblichen Kern ist der männliche Centronucleus bereits ein Centrosom. Die letzte Stufe wäre dann die, daß die Stellung, welche der männliche Centronucleus zum Eikern einnimmt, zu einer entsprechenden Scheidung in ihm selbst führt: er würde sich in einen dem Ei-Nucleus entsprechenden Sperma-Nucleus differenzieren und in ein Centrosom, welches nun den beiden Kernen gleich gegenübersteht. — Diese Hypothese würde mit den ähnlichen bisher aufgestellten zwar insofern übereinstimmen, als sie von einer parallelen Teilung zweier Centronuclei ausgeht, sie würde aber darin von ihnen abweichen, daß sie den einen der beiden Centronuclei nicht zum reinen Centrosom werden läßt; denn er würde sein Chromatin nicht verlieren, sondern nur von sich absondern.

Nach den vielen für unser Problem so äußerst förderlichen Ergebnissen der letzten Jahre steht zu hoffen, daß weitere Ausbreitung unserer Kenntnisse Zustände aufdecken wird, die auf die Art und die Motive der Centrosomenbildung neues Licht zu werfen geeignet sind. Einstweilen bemerke ich, daß ich mit R. HERTWIG darin völlig übereinstimme, daß ich als Ausgangspunkt für die phylogenetische Entstehung der Centrosomen durchaus nicht einen zweikernigen Zustand für notwendig halte. —

Ich habe oben von den Vorteilen gesprochen, welche die Individualisierung der Centrosomen für das Zellenleben mit sich bringen dürfte; hier mag nun noch darauf aufmerksam gemacht werden, daß sie auch nicht ohne Nachteile ist. Wenn 2 oder mehr Centronuclei in einer Zelle vereinigt sind und sich teilen, wie in einem vielkernigen Protozoon, so stören sie einander gegenseitig nicht; jeder Centronucleus teilt sich in 2 normale Tochtercentronuclei. Auch können, wie wir dies bei der Konjugation sehen, 2 Centronuclei sich an einander legen und sich gemeinsam teilen oder vorher völlig verschmelzen; niemals greift die Bipolarität des einen störend in die des anderen ein: die beiden spindelförmigen Centronuclei legen sich so neben einander, daß je ein Ende des einen mit einem des anderen zusammentrifft; ist aber ein einheitlicher konjugierter Centronucleus entstanden, so liefert er wie jeder sonstige direkt eine zweipolige Spindel<sup>1)</sup>.

---

1) Diese Thatsachen sind es vor allem, die dagegen sprechen, daß den Polknöpfen des Netrums im Centronucleus schon Individualität zukommt.



Ist dagegen die Differenzierung eingetreten und es bestehen in einer Zelle anstatt unserer beiden Centronuclei zwei Kerne mit je einem Centrosom, so können die beiden Systeme und werden es in der Regel, falls sie nur nahe genug liegen, beim nächstfolgenden Teilungsschritt in einander eingreifen, indem jedes Centrosom dem anderen Kern gegenüber sich ebenso verhält, wie gegenüber dem eigenen, und jedes Tochtercentrosom seinem Schwestercentrosom durchaus nicht anders gegenübersteht als allen übrigen in der gleichen Zelle vorhandenen Tochtercentrosomen. Mit anderen Worten: es wird eine pathologische Teilungsfigur entstehen<sup>1)</sup> und ein pathologisches Produkt; die Individualität der Centrosomen giebt Gelegenheit zu Störungen, die auf dem primitiven Zustand nicht vorkommen können.

Die im Vorstehenden vertretene Auffassung läßt sich in zutreffender Weise in den zuerst von R. HERTWIG aufgestellten Satz formulieren, daß „das Centrosoma als ein selbständig gewordener Kernteil aufzufassen ist“. Doch wird man sich hierbei klar sein müssen, daß durch diesen Satz nur eine Etappe in der Geschichte des Cytocentrums ausgedrückt ist; er darf nicht so aufgefaßt werden, als enthalte er eine endgiltige Aussage über den Ursprung der Centrosomen. Dies wäre nur dann der Fall, wenn gezeigt werden könnte, daß der „Kern“ in seiner ursprünglichsten Form ein durch und durch gleichartiges Gebilde ist, das sich später in verschiedene Bestandteile differenziert, von denen einer schließlich in Gestalt des Centrosoms aus dem Kern austritt. Allein von einem solchen Zustand wissen wir nichts. Es ist ganz ebenso gut möglich, ja vielleicht wahrscheinlicher, daß das, was sich als Centrosom vom Kern ablöst, auf einer tieferen Stufe in den Kern aufgenommen worden ist, oder besser gesagt, daß ein im Protoplasma aufgetretenes Cytocentrum sich mit anderen im Protoplasma entstandenen Differenzierungen zu einem einheitlichen Gebilde, einem „Kern“, vereinigt hat (vergl. CALKINS, 27).

Die bisherigen Erörterungen beziehen sich auf das Problem, wie die Centrosomen phylogenetisch entstanden sind;

1) Vgl. hierzu meine Ausführungen in 11 und in 13, S. 166/167. Die besprochenen Eigentümlichkeiten individualisierter Cytocentren sind es, welche für die Vereinigung von Ei- und Samenzelle zur ersten Embryonalzelle besondere Einrichtungen fordern, wie ich sie in der Rückbildung oder Inaktivität des Ei-Centrosoma als gegeben erkannte.

wir kehren nun zurück zu der zu Anfang dieses Abschnittes aufgeworfenen Frage, wie diejenigen Fälle zu beurteilen sind, wo sich in einer Zelle vor unseren Augen aus dem „Kern“ heraus ein neues Centrosoma bildet. Diesen Vorgang hat SCHAUDINN (94) bei Heliozoen beobachten können, R. HERTWIG (65) hat ihn für Actinosphaerium beschrieben, und auch im unbefruchteten Seeigel-Ei konnte dieser Forscher (64) am Eikern die Entstehung mitotischer Figuren verfolgen, bei denen es zur Bildung von centrosomenähnlichen Körpern kam. Nach der oben aufgestellten Distinktion sind für Fälle dieser Art zwei Möglichkeiten in Betracht zu ziehen: entweder der Kern, der ein Centrosoma erzeugt, ist ein Centronucleus, er enthält also das Aequivalent des Centrosoms in sich und dessen Herausbildung ist ein Vorgang, vergleichbar dem angenommenen phylogenetischen; oder der fragliche Kern ist ein Nucleus, dann muß er, wenn wirklich das Vorhandensein eines neben ihm gelegenen Centrosoms ausgeschlossen werden kann, im Stande sein, Centrosomen durch eine nicht weiter analysierbare Art von „Regeneration“ hervorzubringen.

Wir wollen zunächst die erste Alternative ins Auge fassen. Schon oben habe ich hervorgehoben, daß das Selbständigwerden eines extranukleären Centrosoms dem „Kern“ die Qualität des Centronucleus nicht notwendig rauben müsse. Wie der Darmkanal auf einer tieferen Stufe diffus gewisse Funktionen ausübt, die sich später auf besondere von ihm abgegliederte Organe lokalisieren, daneben aber in diffuser Weise doch dem Darmrohr noch zukommen, so würden wir uns ein Gleiches für das Cytocentrum zu denken haben. Das Netrum, als dessen individualisierte Enden wir die Centrosomen auffassen, könnte sich immer wieder mit dem Chromatin im Kern vereinigen und diesem damit die Fähigkeit bewahren, unter Umständen wieder Centrosomen zu bilden. Zu betonen ist jedoch hierbei, daß dieses innerhalb des Kerns gelegene potentielle Centrum neben dem Centrosoma niemals zur Wirkung kommt, es erbt sich — vielleicht in Form von Spindelfasern — von einer Zellgeneration auf die nächste fort, übt aber, solange überhaupt ein Centrosom neben ihm tätig ist, eine Einwirkung auf die karyokinetischen Prozesse nicht aus.

Um dies klar zu machen, brauche ich nur auf zwei Erscheinungen hinzuweisen, deren außerordentliche Bedeutung für die Centrosomenlehre ich schon früher (13, p. 182 ff.; 15, p. 55 ff.) erörtert habe. Der Inhalt zweier oder dreier Kerne wird

ebenso zu einer zweipoligen Teilungsfigur vereinigt, wie der eines einzigen Kernes, falls in der betreffenden Zelle nicht mehr als 2 Centrosomen wirksam sind; und umgekehrt wird ein einziger Kern zur Bildung von 3, 4, 6 etc. Tochterkernen gezwungen, wenn die Zahl der ihn umgebenden und mit Kernelementen in Verbindung tretenden Centrosomen 3, 4, 6 etc. beträgt. Der uns hier besonders interessierende Eikern des Seeigel-Eies macht keine Ausnahme von dieser Regel.

Die nächstliegende Erklärung für diese Thatsachen ist natürlich die, daß den fraglichen Metazoenkernen jede Spur eines immanenten Cytocentrums fehlt, daß sie reine Nuclei sind. Allein wenn wir beachten, wie sich der Eikern im Seeigel-Ei unter Umständen verhält, wo kein Centrosoma neben ihm vorhanden ist oder wo die Spermacentrosomen nicht an ihn herangelangen können (O. und R. HERTWIG, 66, R. HERTWIG, 64, ZIEGLER, 109, BOVERI, 19), so sind wir unbedingt genötigt, ihm die Eigenschaften eines Centronucleus zuzuerkennen, mit der Fähigkeit, unter der Einwirkung gewisser Reize individualisierte Centrosomen aus sich heraus zu bilden, falls die normaler Weise durch die Befruchtung ihm zugeführten fehlen. Sind dagegen die letzteren unter sonst gleichen Bedingungen vorhanden, so bleibt das intranukleäre Cytocentrum gewissermaßen latent<sup>1)</sup>.

Am ehesten wird uns, um ein derartiges Verhältnis verständlich zu machen, die Vergleichung mit gewissen Regenerationserscheinungen der Metazoen dienen können. Der Tubularia-Stiel<sup>2)</sup> bleibt, solange ihm ein Hydranth aufsitzt, immer nur Stiel, er ist ein Teil des nicht individualisierten Cönosarks; sobald der Hydranth weggeschnitten ist, individualisiert sich aus dem der Schnittfläche angrenzenden Teil des Stieles ein neuer Hydranth. Ähnlich wäre es in unserem Falle. Was für gewöhnlich, d. h. beim Vorhandensein individualisierter Centrosomen, nur „achro-

1) Schon im I. Heft meiner Zellenstudien, S. 75 findet sich dieses merkwürdige Verhältnis angedeutet. Es heißt dort: „Der Kern des Seeigel-Eies besitzt, wie das Keimbläschen von Ascaris, an sich die Fähigkeit, die faserige Differenzierung durchzumachen und sich zu teilen (er ist, wie ich jetzt sagen würde, ein Centronucleus). Allein dieser Prozeß ist hier normaler Weise mit dem Auftreten zweier körperlicher Pole des Protoplasmas (der zwei Spermacentrosomen) verbunden, die an den Kern herantreten und ihn zwingen, eine dicentrische Anordnung zwischen ihnen anzunehmen.“

2) Vgl. E. E. BICKFORD (6).



matische Kernsubstanz“ ist, individualisiert, nachdem das Centrosoma fehlt, ein solches aus sich heraus. Diese Betrachtungsweise führt zu der schon früher von mir vertretenen Anschauung (17, S. 33), daß das Centrosoma ein spezifisches Zellenorgan nicht in dem Sinne ist, daß es aus einer spezifischen chemischen Substanz bestehen müsse, sondern daß, ähnlich wie Stielzellen der Tubularia zu Hydranthenzellen werden, Teilchen einer im Kern enthaltenen Substanz, dadurch daß sie sich in besonderer Weise verändern und an einander gruppieren, sich zu einem Centrosoma umorganisieren.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß das im vorigen Abschnitt mehrfach erwähnte Ovocentrum des Seeigel-Eies nicht als individualisiertes Centrosom zu denken ist, sondern als ein intranukleäres latentes Cytocentrum. Der Eikern der Echiniden ist ein Centronucleus; er entspricht in dieser Beziehung, wie ich bereits 1887 (10, S. 75) hervorgehoben habe, dem Keimbläschen von *Ascaris*.

Hier erhebt sich nun die Frage, wie die fraglichen Kerne zu dieser Eigenschaft kommen und ob vielleicht alle Metazoenkerne Centronuclei sind mit der Fähigkeit, bei eintretendem Bedürfnis Centrosomen zu erzeugen? Daß dies letztere der Fall sei, halte ich für unwahrscheinlich, für ein bestimmtes Objekt, das *Ascaris*-Ei, sogar für ausgeschlossen, und zwar auf Grund gewisser früher von mir mitgeteilter Beobachtungen. Ich habe zwei Fälle beschrieben (13, S. 169, und 17, S. 20), wo in Eiern von *Ascaris* meg. die Reifungsprozesse abgelaufen waren und der Eikern vor der Auflösung stand, bezw. sich bereits aufgelöst hatte, ohne daß das Spermatozoon in Thätigkeit getreten war. In dem einen Falle war das Spermatozoon gelähmt in der Eiperipherie liegen geblieben, im anderen war gar keines vorhanden. In beiden Eiern war nun keine Spur von faseriger Differenzierung, von Centrosomen, Spindel, Sphären etc. vorhanden, obgleich nach dem Zustande der Chromosomen eine zweipolige Figur zu erwarten gewesen wäre. Ich schließe daraus, daß der Eikern von *Ascaris* ein reiner Nucleus ist, der die — offenbar primitive — Fähigkeit der Centrosomenbildung vollkommen verloren hat<sup>1)</sup>. Das Gleiche möchte ich für die meisten Metazoen annehmen; doch werden nur

---

1) Nicht alles, was wir mit dem Verlegenheitsausdruck „achromatische Kernsubstanz“ bezeichnen, repräsentiert demnach ein Cytocentrum.

Versuche, bei denen einer, nach ihren sonstigen Eigenschaften zur Teilung geneigten Zelle das Centrosom genommen, der Kern aber gelassen wird, in dieser Frage eine Entscheidung bringen können.

Ist es nun richtig, daß der Eikern im *Ascaris*-Ei und somit auch der mit ihm ganz identische Spermakern ein Nucleus ist, während das Keimbläschen sich als Centronucleus dokumentiert, so muß ein Vorgang existieren, welcher entweder dem Keimbläschen selbst oder einem seiner Vorfahrenkerne den Charakter des Centronucleus verleiht. Und hier ist gewiß die vorläufig nächstliegende Annahme die, daß das Centrosoma der letzten Ovogonien-Generation seine Selbständigkeit aufgibt und sich mit dem Kerne vereinigt. Für Fälle, wie sie SALA (93) und besonders E. FÜRST (46) beschrieben haben, wo statt der typischen Ovocyten-spindeln (Netren) solche mit Centrosomen und Strahlungen vorliegen, wäre anzunehmen, daß entweder jene Vereinigung unterblieben ist oder daß sich von dem Centronucleus wieder Centrosomen abgespalten haben. In ähnlicher Weise wären wohl die Erscheinungen bei der Parthenogenese von *Artemia*, wie sie BRAUER (22) beschrieben hat, zu beurteilen. Die bei der Furchung auftretenden Centrosomen wären aus dem bei der Ovocyten-Teilung fungierenden Netrum abzuleiten.

Auch für den Kern des Seeigel-Eies wäre es denkbar, daß sein Cytocentrum aus dem inneren Centrosoma der II. Ovocyten-spindel hervorgeht, wenn auch vielleicht mehr dafür spricht, daß bei den Seeigeln in allen Kernen ein latentes Cytocentrum erhalten bleibt. Ein Gleiches müssen wir für die Kerne der von SCHAUDINN auf diese Verhältnisse untersuchten Heliozoen annehmen.

Wir kommen so zu dem Ergebnis, daß es sich in den betrachteten Fällen, streng genommen, nicht um eine Neubildung von Centrosomen handeln würde. Denn wenn auch das Centrosoma als individualisiertes Gebilde vorher nicht vorhanden war, so entsteht es doch nicht als etwas eigentlich Neues, so wie es die künstlich erzeugten Centrosomen MORGAN's thun würden, sondern nur durch eine in genau regulierter Weise sich vollziehende Umbildung eines schon vorhandenen Cytocentrums. Ich möchte für diese Art der Bildung von Centrosomen einen Ausdruck anwenden, den DRIESCH (33) für die eigentümlichen Regenerationsvorgänge der Tubularien eingeführt hat: *Reparation*. Gewisse Centronuclei sind im Stande, unter bestimmten Bedingungen Centrosomen zu reparieren.

Von dieser Reparation würde ich als Regeneration (im engeren Sinn) den Fall unterscheiden, daß ein reiner Nucleus, dessen essentieller Bestandteil also nur Chromatin wäre, die Bildung eines neuen Centrosoms veranlassen könnte. Es wäre dieses Vermögen mit demjenigen in Parallele zu stellen, welches wir an Protozoen sehen, denen ein Teil ihres Körpers mit bestimmten Organen weggenommen, der Kern aber erhalten geblieben ist. Wie hier die Anwesenheit des Kernes der Zelle die Tendenz und Fähigkeit verleiht, die fehlenden Teile wieder zu ersetzen, so würde in unserem Falle der Mangel des Centrosoms als ein Defekt an der Totalität der Zelle empfunden und durch eine regulatorische Einwirkung von Seiten des Kernes der fehlende Teil wieder gebildet werden. Ich halte es jedoch nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen für unwahrscheinlich, daß Centrosomen in dieser Weise regeneriert werden. Man könnte vielleicht die Art, wie nach R. HERTWIG die Abspaltung des Centrosoms vom Kern bei Actinosphaerium verläuft, auf die erörterte Möglichkeit beziehen. Allein es scheint mir doch viel näher zu liegen, auch hier die Bildung des Centrosoms an das Netrum des Kernes anzuknüpfen, wobei dessen dichte Imprägnation mit Chromatin einen, wohl neben-sächlichen, Uebergang dieser Substanz auf das Centrosom zur Folge hat. Bei einer Ersetzung zu Grunde gegangener Centrosomen, wie ich sie als Regeneration gekennzeichnet habe, müßte wohl eher an eine Wirkung des Kernes gedacht werden, die sich ohne direkte Verwendung eines vorher schon geformten Kernteiles vollzieht.

In dem Satze R. HERTWIG's, den ich Eingangs dieses Abschnittes citiert habe, ist die Vermutung ausgesprochen, daß die Rückbildung von Centrosomen, nachdem sie ihre Funktion bei der Zellteilung erfüllt haben, und ihre Neubildung (aus dem Kerne) zum Zweck der nächsten Teilung eine weit verbreitete, um nicht zu sagen gewöhnliche Erscheinung in den Zellen der Metazoen sein dürfte. Dieser Meinung kann ich mich nicht anschließen. Denn wir vermögen nun doch für eine genügende Zahl von Zellen, ja man darf fast sagen: für alle, bei denen eine genaue Untersuchung möglich war, zu verfolgen, wie sich das Centrosom als solches durch Teilung von einer Zellengeneration auf die nächste forterbt; und wie zäh sich diese Körperchen erhalten, dies lehren in unübertrefflicher Weise jene abnormen Fälle, wo eine Zelle eine größere Zahl von Centrosomen in sich birgt, die sich nun bei jedem weiteren Teilungsschritt verdoppeln. In gleichem Sinne



sprechen die in rascher Folge sich mehrenden Erfahrungen über das Vorhandensein von Centrosomen in den lange oder dauernd ruhenden Gewebszellen. Hier ist kein Zweifel mehr möglich, daß die Centrosomen zu Dauerorganen geworden sind.

Ich möchte diese Betrachtungen nicht schließen, ohne eine allgemeinere Bemerkung hinzuzufügen. Es läßt sich verstehen, daß Forscher, die die Centrosomen nur bei den höchsten Tieren zum Gegenstand ihrer Studien machen und sie hier als scharf individualisierte, aufs klarste begrenzte und durch Färbung darstellbare Körperchen finden, jenem Grenzgebiet, das hier behandelt wurde, mit einem gewissen Unbehagen, ja mit Antipathie gegenüberzutreten. Und etwas Niederschlagendes haben Erörterungen wie die vorstehenden in der That an sich; denn kaum auf andere Weise wird es uns so deutlich zum Bewußtsein gebracht, wie unendlich oberflächlich sich unsere Erkenntnis an diesen cellulären Phänomenen herumbewegt. Auf der anderen Seite aber ist das sozusagen Vage und Verschwommene, das die Centrosomenlehre durch das Zurückgehen auf die ursprünglichsten Zellenformen erhält, etwas Selbstverständliches. Was uns hier begegnet: daß die auf der höchsten Stufe sich darbietenden Merkmale schwinden und selbst der Name nicht mehr paßt, dies ist uns ja auf anderen Gebieten etwas längst Gewohntes. Wir stoßen uns nicht daran, daß die Säugetiere in ihren niedersten Repräsentanten nicht wirklich säugen, daß die Wirbeltiere, wenn wir bis zu den niedersten herabsteigen, keine „Wirbel“-Tiere mehr sind, daß wir zwischen Protozoen und Metazoen, zwischen Tier und Pflanze keine scharfe Grenze zu ziehen vermögen. Solche Erfahrungen sind, wo wir zum ersten Mal in einem neuen Gebiet auf sie stoßen, unserem Bedürfnis nach Definition und Rubriken unbequem und doch im Grunde das Beste, was wir wünschen können. Denn es ist in der historischen Natur eines jeden organischen Gebildes mit Notwendigkeit begründet, daß, wenn wir nur diese ganze Geschichte kennen, eine einheitliche charakteristische Benennung, eine scharfe Definition und Begrenzung unmöglich ist. Dabei müssen wir uns eben immer gegenwärtig halten, daß mit der Schwierigkeit einer klassifikatorischen Darstellung zugleich unsere Einsicht in das Werden der organischen Welt gewachsen ist. Und dies ist doch die Hauptsache.

## Abschnitt D.

**Nomenklatur.**

Im speciellen Teile dieser Arbeit habe ich, im Einklang mit meinen früheren Befunden bei *Ascaris*, den Nachweis geführt, daß die Astrosphäre in ihrem Mittelpunkt ein zusammengesetztes Gebilde enthält: einen größeren Körper (Centrosom) mit einem kleineren Korn (Centriol). Daß dieser größere Körper nicht kurzer Hand als ein „Teil der Sphäre“ abgethan werden kann, braucht nach allem, was oben über ihn gesagt worden ist, nicht weiter begründet zu werden. Wenn die Erscheinungen, die wir beobachten können, richtig beschrieben werden sollen, müssen wir in der Astrosphäre noch zwei in einander geschaltete Bildungen unterscheiden, die durch besondere Namen zu bezeichnen sind. Wie man sie nennen will, ist dabei gleichgiltig, und man möge, wenn meine Bezeichnungen nicht passend scheinen, andere wählen. Was ich für sie beanspruche, ist lediglich dies, daß sie 1) historisch die richtigen und 2) an allen von mir betrachteten Objekten im gleichen Sinne gebraucht worden sind. Auf diese beiden Punkte will ich noch etwas näher eingehen.

Bei der Entscheidung der Frage, welches Gebilde den Namen Centralkörperchen oder Centrosom<sup>1)</sup> zu führen habe, handelt es sich nur darum, festzustellen, für welches er eingeführt worden ist. Ich stimme darin vollkommen mit FLEMMING überein, der sagt (41, S. 238): „Um aus den Verwirrungen herauszukommen . . . scheint es mir am besten, ganz genau historisch zu verfahren und den Namen Centralkörper (sollte eigentlich heißen: Centralkörperchen) gerade so anzuwenden, wie ihn VAN BENEDEN

---

1) Diese beiden Ausdrücke habe ich (11) für VAN BENEDEN's *corpuscule central* zuerst gebraucht. Wie FLEMMING (41, S. 238) und MEYER (82, S. 496) zu der Meinung kommen, ich wolle unter Centrosom etwas anderes verstanden wissen als das VAN BENEDEN'sche *corpuscule central*, weiß ich nicht. In meiner ersten Veröffentlichung, in der ich das Wort Centrosom gebraucht habe, ist damit bezeichnet ein außerhalb des Kernes gelegenes spezifisches Körperchen, „das ich „Centrosoma“ oder mit VAN BENEDEN und NEYR „Centralkörperchen (*corpuscule central*)“ nenne“ (S. 152). Und in meiner letzten Veröffentlichung (17, S. 61) habe ich mich ausdrücklich gegen die Annahme verwahrt, daß mein Centrosom mit dem zu identifizieren sei, was VAN BENEDEN „Markschicht der Sphäre“ nennt.

gemeint hat.“ Diesen Weg also wollen wir im folgenden einschlagen.

Bekanntlich wird die Entdeckung der Centralkörperchen VAN BENEDEN zugeschrieben, wenn auch, wovon oben schon die Rede war, FLEMMING und O. HERTWIG an anderen Objekten entsprechende Gebilde schon etwas früher beschrieben hatten. VAN BENEDEN aber war es jedenfalls, der diesem an den Enden der Teilungsspindel nachweisbaren Körperchen als „*corpuscule polaire*“ zuerst einen Namen gegeben hat, und dieses Polkörperchen der Spindel ist später von vielen Beobachtern bei der Teilung von Zellen beobachtet worden. Im Jahr 1887 taufte VAN BENEDEN sein *corpuscule polaire* in „*corpuscule central*“ um, eine Bezeichnung, die übrigens schon 1879 FOL im gleichen Sinn gebraucht hatte. In FOL's (42) Figurenerklärung (S. 299) bedeutet *ac* — *corpuscule central d'un aster*.

Wenn man nun an die histiologischen Methoden und optischen Hilfsmittel der 70er Jahre denkt und daneben betrachtet, was die Autoren damals als *corpuscule polaire* oder *central* abgebildet haben, so ist kein Zweifel möglich: soweit sie überhaupt etwas Deutliches gesehen haben, ist es das Gebilde gewesen, welches ich Centrosom nenne, nicht dessen centrale Differenzierung. Von besonderer Wichtigkeit ist es natürlich, festzustellen, was VAN BENEDEN selbst unter diesen Bezeichnungen verstanden hat. Seiner Darstellung liegen neben anderen Objekten zwei zu Grunde, die im speciellen Teile dieser Arbeit ausführlich behandelt worden sind: die Eier und Spermatocyten von *Ascaris megalcephala*. Statt einer weitläufigen Erörterung reproduziere ich zwei seiner Bilder in Fig. 7a (Taf. I) und Fig. 101 (Taf. VIII) und bitte, sie mit den meinigen zu vergleichen<sup>1)</sup>. Ich denke nicht, daß sich angesichts dieser Gegenüberstellung noch eine Stimme erheben wird, um zu behaupten, was VAN BENEDEN abgebildet hat, entspreche meinem Centralkorn oder Centriol. Sein *corpuscule central* ist überall, wenn auch manchmal in verdorbener Gestalt, das gleiche Gebilde, das ich Centralkörperchen genannt habe; das von mir beschriebene centrale Korn (Centriol) hat VAN BENEDEN überhaupt nicht gesehen. Damit fällt natürlich von selbst die von manchen Seiten ausgesprochene Annahme, daß mein Central-

---

1) Auch vergleiche man hier nochmals die in Fig. 76a und Fig. 83a (Taf. VI) reproduzierten Abbildungen von VAN BENEDEN und NEYR mit meinen entsprechenden Figuren.



körperchen mit VAN BENEDEN's Markschrift der Sphäre zu identifizieren sei, und es ist fast überflüssig, noch auf meine Figg. 85, 86, Taf. VI, zu verweisen, wo im Umkreis des zu seiner vollen Größe gelangten Centrosoms die Markschrift ganz so, wie VAN BENEDEN sie gezeichnet hat, zu sehen ist.

Ist damit gezeigt, daß meine Anwendung des Wortes „Centralkörperchen“ vollkommen der VAN BENEDEN'schen entspricht und daß also z. B. die in Fig. 102 (Taf. VIII) von einem Ascaris-Ei gezeichneten Kugeln samt ihren 2 winzigen Körnchen die Centralkörperchen oder Centrosomen im ursprünglichen Sinne des Wortes<sup>1)</sup> darstellen, so versteht es sich von selbst, daß auch die in jeder Hinsicht gleichwertigen Kugeln, wie sie in Fig. 27, 54, 56 und 19, 20 vom Seeigel-Ei und der Ovocyte von *Dialula* ab-

---

1) In seinen Untersuchungen über *Thysanozoon* (99) teilt VAN DER STRICHT mit (S. 389), daß VAN BENEDEN sich entschieden dahin geäußert habe, daß in den Ovocyten von *Thysanozoon* das winzige Körnchen, welches man sofort als das Aequivalent meines Centralkörns erkennt, seinem *corpuscule central* entspreche. Wenn VAN BENEDEN dieses Korn jetzt als *corpuscule central* bezeichnen will, so ist dagegen nichts einzuwenden; wenn er aber mit jener Aeüßerung sagen wollte, daß das von VAN DER STRICHT gefundene Korn seinem früher bei *Ascaris* beschriebenen *corpuscule central* entspreche, so befindet er sich in einem Irrtum. Es giebt nicht leicht eine entschiedenere Uebereinstimmung, als sie zwischen den Bildern VAN DER STRICHT's und denen VAN BENEDEN's besteht. Man sieht hier und dort die dunklere dichtere Rindenschicht der Sphäre, man sieht die hellere, schwächer radial gezeichnete Markschrift der Sphäre, in dieser hier wie dort ein kugeliges dichtereres Körperchen, so groß, daß man leicht Strukturen darin erkennen kann, das alte VAN BENEDEN'sche *corpuscule central*. Was VAN DER STRICHT's Figuren mehr zeigen, ist ein in diesem kugeligen Körperchen gelegenes kleines Korn, das Centriol, welches VAN BENEDEN entgangen war. — Uebrigens widerspricht VAN BENEDEN mit dieser bei VAN DER STRICHT gemachten Aeüßerung nicht nur seiner alten Bezeichnungsweise für das *Ascaris*-Ei, sondern auch der Terminologie, die er ganz neuerdings (1897) für Objekte angewandt hat, die der von VAN DER STRICHT untersuchten *Polyclade* (*Thysanozoon*) aufs nächste verwandt sind, nämlich einige andere *Polycladen*, deren Eireifung und Befruchtung FRANCOTTE (44) in einer unter VAN BENEDEN's Aegide ausgeführten interessanten Arbeit beschrieben hat. Sowohl in der Abhandlung FRANCOTTE's wie in VAN BENEDEN's Bericht über dieselbe (45) wird als *corpuscule central* die große in der Sphäre enthaltene Kugel bezeichnet: das von VAN DER STRICHT nachgewiesene kleine Korn hat FRANCOTTE gar nicht beobachtet.

gebildet sind, als Centralkörperchen bezeichnet werden müssen. Darüber noch ein Wort zu verlieren, scheint mir unnötig zu sein. Ist aber in diesem Punkte kein Zweifel möglich, dann ist es klar, daß auch der noch viel größere Körper, der im Seeigel-Ei während der Anaphasen aus dieser Kugel wird (Fig. 58), als Centralkörperchen zu bezeichnen ist und daß überhaupt in dem Kreislauf, den ich von diesem Gebilde beschrieben habe, die Schicksale eines Centralkörperchens beschrieben worden sind.

Wenn es sich dabei nun herausstellt, daß das Centralkörperchen ein komplizierteres Gebilde ist, als man bisher vielfach annahm, und daß es sich in seinen Schicksalen bei manchen Objekten anders verhält als nach den gangbaren Vorstellungen, so müssen eben, wie stets bei einem Fortschritt der Wissenschaft, diese Vorstellungen geändert werden. Schon mehrfach wurde im Laufe dieser Arbeit erwähnt, daß nach manchen Angaben, so besonders nach denen von VAN DER STRICHT für Thysanozoon (99), das Centralkörperchen nicht als Ganzes von einer Zellengeneration auf die nächste übergehen soll, sondern nur das Centriol, um welches dann erst wieder ein neues Centrosom entsteht. Nachdem ich im Seeigel-Ei Verhältnisse festgestellt habe, die mit denen in den Ovocyten von Thysanozoon die größte Ähnlichkeit haben, dabei aber zeigen konnte, daß doch eine wirkliche Kontinuität der Centrosomen besteht, die nur bei mancher Präparationsweise äußerst schwer nachweisbar ist, dürften VAN DER STRICHT's und ähnliche Angaben wohl noch der Bestätigung bedürfen. Sollte es sich aber wirklich so verhalten, wie er es angiebt, dann müssen wir eben unsere Anschauung, daß das Centralkörperchen überall ein dauerndes Zellenorgan sei, aufgeben, so gut wir dies für den Kern längst thun mußten. Und wie wir gewisse Formen der Karyokinese eine indirekte (nur durch das Chromatin vermittelte) Kernteilung nennen, so könnten wir in solchen Fällen von einer indirekten, nur durch das Centriol vermittelten, Centrosomenteilung sprechen.

Ich habe mich bisher nur an den morphologischen Befund und die für denselben eingeführte Bezeichnungsweise gehalten. Nun ist noch darauf hinzuweisen, daß auch nach unserer physiologischen Auffassung nur das größere der beiden Gebilde historisch auf den Namen Centralkörperchen Anspruch machen kann. Stets hat man unter Centralkörperchen das Centrum der Astrosphäre verstanden, sei es als Erregungs-, sei es als Insertionscentrum. In beider Bedeutung kann, wie oben dargelegt,

nur das größere Körperchen als Centralorgan der Sphäre angesehen werden.

Wie sind nun die Befunde der Wirbeltierhistiologen nach der von VAN BENEDEN und mir aufgestellten Terminologie zu bezeichnen?

Meine Untersuchungen zeigen, wie schwer es unter Umständen sein muß zu entscheiden, ob ein Centrosom oder Centriol vorliegt. Wer könnte, wenn ihm von den Furchungszellen des Pferdespulwurms nichts anderes bekannt wäre als das in Fig. 94 dargestellte Stadium, mit 2 kleinen, schwarz gefärbten Körperchen, angeben, ob dies die Centrosomen oder Centriolen sind? Ähnlich aber stehen wir, der Natur der Sache nach, den histiologischen Befunden gegenüber, wozu als ein weiteres ungünstiges Moment die Kleinheit der Elemente kommt. Zieht man noch in Erwägung, daß in Fällen, wo die Eisenhämatoxylinmethode zur Darstellung der Centren dient, die konzentrische Entfärbung eine gewisse Rolle spielen wird, so wird man zugeben müssen, daß uns zu einer sicheren Entscheidung für die meisten Litteraturangaben noch die nötigen Grundlagen fehlen. Ich selbst war früher geneigt, die zuerst von FLEMMING bei Salamandra gefundenen Doppelkörperchen als Centriolen in Anspruch zu nehmen, und ich habe speciell die von M. HEIDENHAIN in den Kaninchen-Leukocyten nachgewiesenen Körperchen als solche gedeutet. Auch viele anderen Autoren teilen offenbar diese Meinung. Wenn ich neuerdings wieder zweifelhaft geworden bin und eher dazu neige, die fraglichen Körperchen als Centrosomen anzusehen, so bestimmt mich dazu vor allem folgender Grund. Ich habe schon oben hervorgehoben und an einem Beispiel dargethan, daß sich die Größe der Centrosomen, wenn auch nicht streng, nach der Größe der Zellen richtet. Wie klein sind nun die meisten Gewebezellen der Wirbeltiere im Vergleich zu einem Ascaris- oder gar zu einem Seeigel-Ei! Wenn hier jene Regel nur einigermaßen anwendbar ist, so müssen wir in einer solchen Zelle ganz winzig kleine Centrosomen erwarten; und wenn man nun die Doppelkörperchen betrachtet, wie sie von FLEMMING, HEIDENHAIN, ZIMMERMANN, MEVES, LENHOSSEK u. a. von ruhenden Zellen abgebildet worden sind, so wird man zu dem Schluß kommen: der Größe nach sind es die Centrosomen, ja sogar große Centrosomen, womit weiterhin stimmen würde, daß die Existenz eines größeren Körpers in ihrem Umkreis von den meisten Autoren entschieden bestritten wird. Daß sich in Centrosomen von solcher absoluten



Kleinheit nicht noch kleinere Gebilde erkennen lassen, ist selbstverständlich, und der Nachweis von Centriolen kann hier also gar nicht erwartet werden. Es giebt gewiß manches wichtige Problem in betreff der Centrosomen, für welches gerade die hochdifferenzierten Gewebezellen von größter Bedeutung sind; allein für Fragen über Struktur und Strukturveränderung dieser Gebilde können sie nicht maßgebend sein. Hier werden stets die großen Zellen, wie Eier und Furchungszellen, die wir überdies leicht in allen Phasen von einer Teilung zur nächsten beobachten können, als Paradigma dienen müssen.

Ich möchte das Gesagte dahin zusammenfassen: Wenn die Histologen die von ihnen in den Gewebezellen gefundenen Doppelkörperchen „Centralkörperchen“ oder „Centrosomen“ nennen, so haben sie nicht nur vollkommen recht, diese Namen promiscue zu gebrauchen, sondern sie folgen damit auch höchst wahrscheinlich der alten Nomenklatur von VAN BENEDEN und mir, indem es in der That nahezu sicher ist, daß diese Körperchen den Gebilden entsprechen, die VAN BENEDEN und ich für das *Ascaris*-Ei beschrieben haben. Sollte sich aber wider Erwarten ergeben, daß die fraglichen Körperchen der Histologen in manchen Fällen den von mir bei *Ascaris* entdeckten winzigen Körnern, den Centralkörnern oder Centriolen, entsprechen, so würde es vielleicht möglich sein, sie auch so zu nennen.

---

Zum Schluß scheint es mir nicht unnütz zu sein, über die Zweckmäßigkeit der vorgeschlagenen Termini noch einiges zu sagen.

Ich habe für „Centralkörperchen“ die Bezeichnung „Centrosoma“ eingeführt, weil es mir schien, daß für dieses Gebilde ein klarer und einfacher technischer Ausdruck am Platze sei. In dieser Meinung, daß celluläre Teile und Konfigurationen mit besonders für sie gebildeten wissenschaftlichen Namen bezeichnet werden sollen, finde ich mich ja wieder in voller Uebereinstimmung mit FLEMMING, der selbst die Nomenklatur der Zelle mit einer Reihe griechischer Namen bereichert hat. Der Ausdruck „Centralkörperchen“ geht noch zur Not als technischer Ausdruck, indem das Diminutivum ihn über eine ganz indifferente Bezeichnung einigermaßen hinaushebt. Höchst ungeeignet als wissenschaftlicher Name ist dagegen das Wort „Centralkörper“; denn es ist der nächstliegende und stets gebrauchte Ausdruck für irgend ein in irgend einem Mittelpunkt gelegenes körperliches Gebilde. So kann

man diesem Wort überall begegnen<sup>1)</sup>, und zum Beweis dafür, wie wenig gerade die Sprache des Zellenforschers auf dasselbe als auf eine indifferente Bezeichnung zu verzichten gewillt ist, sei nur angeführt, daß seit der Zeit, wo wir die cellulären Centren als „Centralkörper“ benennen, dieser Ausdruck von BÜTSCHLI und von BORN für ganz andere Teile von Zellen verwendet worden ist, von BÜTSCHLI (23) für einen centralen Bereich in Bakterien, den er damals für den Kern zu halten geneigt war, von BORN (8) für ein im Amphibien-Keimbläschen zu beobachtendes, „mehr oder weniger kugeliges Centrum, welches die Chromatinfadenstränge und zwischen diesen eine wechselnde Zahl verkleinerter und häufig abgeblaßter Nukleolen enthält“ (S. 21). Aber damit nicht genug, ergibt sich schon allein für die Sphärenlehre die Notwendigkeit, den indifferenten Ausdruck Centralkörper neben einem Terminus technicus zur Verfügung zu haben, wie MORGAN's künstliche Astrosphären lehren, welche die deutlichsten Centralkörper, d. h. centrale körperliche Differenzierungen, aber keine Centrosomen enthalten.

Daß unter solchen Umständen das Bedürfnis nach einem unzweideutigen, womöglich aus dem Vorrat einer toten Sprache gebildeten Terminus technicus besteht, ist klar. Das Wort „Centrosoma“ ist ein solcher, und daß er brauchbar ist, dies scheint mir durch seine Anwendung sowohl für tierische wie pflanzliche Objekte in allen Sprachen, in denen über die Zellen geschrieben wird, erwiesen zu sein. In der That dürfte er allen Anforderungen, die an einen technischen Ausdruck gestellt werden können, genügen. Er ist erstens sinngemäß und bezeichnend und in dieser Hinsicht dem Wort Centralkörperchen jedenfalls gleichwertig; er ist zweitens, worauf FLEMMING mit Recht stets großen Wert legt, kurz und in der jetzt gewöhnlich gebrauchten Form „Centrosom“ dem Wort Centralkörperchen, auch nachdem es um seine Diminutiv-Endung gestutzt worden ist, in dieser Hinsicht erheblich überlegen; er ist drittens so bestimmt fixiert, wie es ein technischer Ausdruck in den biologischen Wissenschaften überhaupt sein kann.

Gerade diese Eigenschaft ist ihm zwar von manchen Seiten abgesprochen, dagegen für den Ausdruck „Centralkörper“ betont worden, daß die Histiologen unter ihm überall

---

1) So bezeichnete z. B. FLEMMING seiner Zeit den Spermakern des Seeigel-Eies als Centralkörper der Spermastrahlung.

dieselben im ganzen Tierreich wiederkehrenden kleinen, in Eisenhämatoxylin schwarz färbbaren, kugeligen Körperchen verstünden, deren Gleichwertigkeit zweifellos sei. Wie es mit dieser „durchgängigen morphologischen Identität“ der „Centralkörper“ bestellt ist, habe ich oben dargethan. In der That hat HEIDENHAIN, der in dieser Beziehung am konsequentesten zu sein glaubt, als Centralkörper in diesem angeblich strengen Sinne bezeichnet:

1) unzweifelhafte Centrosomen; denn die schwarzen „Centralkörper“, die er z. B. in seiner Fig. 12a (55, S. 261) abbildet, können nach ihrer Größe und nach der Art, wie die Spindelfasern sich bis an ihre Oberfläche heran verfolgen lassen, nur Centrosomen sein;

2) unzweifelhafte Centriolen; denn er betrachtet die z. B. von KOSTANECKI im Seeigel-Ei nachgewiesenen Körnchen, deren Identität mit meinen Centriolen unzweifelhaft ist, als „Centralkörper“;

3) Färbungsartefakte, die in ihrer Größe zwischen Centrosomen und Centriolen in der Mitte stehen, hervorgebracht durch konzentrisches Auswaschen des Eisenhämatoxyllins; auch diese Kunstprodukte, welche in der Arbeit von KOSTANECKI und SIEDLECKI eine so große Rolle spielen, bezeichnet HEIDENHAIN (55, S. 247) als „Centralkörper“;

4) pathologische Produkte, nämlich die Granula bei körnigem Zerfall der Centrosomen, so in den vielkernigen Riesenzellen der Kaninchenlymphdrüse (55).

Wenn also der Terminus Centrosom bisher nicht überall im gleichen Sinne angewendet worden ist, so teilt er dieses Geschick vollkommen mit der Bezeichnung Centralkörper; und es besteht kein Hindernis, beide von Anfang an gleichbedeutenden Ausdrücke von jetzt an streng für dasjenige Gebilde zu gebrauchen, für das sie eingeführt worden sind, und die in demselben nachweisbaren kleineren Gebilde mit einem besonderen Namen zu belegen.

Diese Einschlüsse als „Centralkörper“ zu benennen, wenn das ganze Gebilde „Centrosoma“ heißt, ist kaum angängig. Denn abgesehen von der historisch gleichen Bedeutung beider Ausdrücke, ist ja der eine nur eine wörtliche Uebersetzung des anderen. Sodann aber ist für jene Fälle, wo diese in Rede stehenden kleineren Gebilde richtig erkannt, d. h. als Einschlüsse des wirklichen Centralkörperchens nach-



gewiesen worden sind (von mir im *Ascaris*-Ei, von BRAUER in den Spermatocyten von *Ascaris*, von MAC FARLAND bei *Diaulula*), längst ein besonderer deutscher Ausdruck für dieselben eingeführt, der nicht nur kürzer, sondern auch bezeichnender ist, nämlich **Centralkorn**.

Für dieses deutsche Wort habe ich in vorstehender Arbeit den Terminus technicus **Centriol** (Centriolum) gebraucht, eine Bezeichnung, die ich 1895 (17, S. 66) für kleine Körperchen vorgeschlagen habe, die sich als Einschlüsse des Centrosoms darstellen. Ich habe damals die Centriolen nicht ausdrücklich mit den Centralkörnern identifiziert, aber eine Identität beider auch nicht ausgeschlossen. Nachdem bereits viele Autoren diesen neuen Terminus acceptiert und für Centralkorn gebraucht haben, scheint es mir zweckmäßig zu sein, ihn weiter in diesem Sinne zu gebrauchen.

Wie hier eine Diminutivbildung von „Centrum“ zu einem technischen Ausdrucke gemacht worden ist, so dürfte es sich überhaupt empfehlen, alle auf die Centrosomen und ihre Bestandteile bezüglichen Termini durch Zusammensetzung mit dem Worte „Centrum“ zu bilden, und umgekehrt alle so zusammengesetzten Ausdrücke nur für die in Rede stehenden Teile der Zelle anzuwenden. So habe ich im Vorstehenden die Substanz des Centrosoms „**Centroplasma**“ genannt, ein Ausdruck, der ja schon früher von manchen Autoren ungefähr im gleichen Sinne verwendet worden ist, während ERLANGER die Substanz der Sphäre so bezeichnet hat. Ich sehe mit FLEMMING keinen Grund für eine derartige Anwendung des Wortes, die nur zu Verwirrungen führen muß. Hat man für die Substanz der Sphäre einen besonderen Namen nötig, so ist hierfür der alte Ausdruck **Archiplasma** (Archoplasma) vorhanden, den man, wenn man ihn vermeiden will, durch „Sphäroplasma“ ersetzen könnte. Der Terminus „Archiplasma“ oder der STRASBURGER'sche Namen „Kino-plasma“ ist jedoch deshalb meines Erachtens vorzuziehen, weil es darauf ankommt, eine Bezeichnung zu haben, welche auch dann auf diese Substanz paßt, wenn sie nicht zu einer „Sphäre“ zusammengezogen ist.

Es giebt Fälle, wo man von den cellulären Centren zu sprechen hat, ohne daß ein so bestimmter Ausdruck wie Centrosoma passend erscheint, sei es, daß die Darstellungsmittel ein scharf begrenztes körperliches Gebilde überhaupt nicht erkennen lassen<sup>1)</sup>,

1) In manchen Fällen dieser Art könnte man anstatt von Centrosomen von „Centroplasmen“ sprechen.

wie es lange Zeit für das Seeigel-Ei der Fall war, sei es, daß sich nicht entscheiden läßt, ob das, was zur Beobachtung kommt, das Centrosom oder Centriol ist; oder auch da, wo es sich um jene im Kapitel VII, Absatz b beschriebenen phylogenetischen Vorstufen handelt, welche noch nicht als „Centrosomen“ bezeichnet werden können. Solchen Bedürfnissen nach einem ganz indifferenten Ausdruck entspricht am besten der, soviel ich weiß, zuerst von E. VAN BENEDEN vorgeschlagene Terminus „**Cytocentrum**“, den ich im Laufe der vorstehenden Betrachtungen vielfach gebraucht habe. Ihm schließen sich dann völlig sinngemäß die specielleren Termini von FOL: **Ovo-** und **Spermocentrum** an.

Manche Autoren gebrauchen da, wo ich den Ausdruck Cytocentrum anwende, den HEIDENHAIN'schen Terminus „**Mikrocentrum**“, wobei jedoch zu bemerken ist, daß nach HEIDENHAIN's Aufstellung diese beiden Begriffe sich nicht decken. Denn das Wort Mikrocentrum im Sinne HEIDENHAIN's bedeutet das eine Mal ein einzelnes, wenn auch unter Umständen in Zwei- oder Mehrtheilung begriffenes Cytocentrum (Centrosoma), das andere Mal einen Cytocentrenhaufen, so daß also z. B. HEIDENHAIN's Figg. 51 und 60 von Riesenzellen des Knochenmarkes (54) nur ein einziges Mikrocentrum, aber zahlreiche Cytocentren dargestellt enthalten. Daß der Begriff des Mikrocentrums in dieser Fassung unhaltbar ist, glaube ich schon früher (17) und wieder oben (Kapitel V, Absatz c) gezeigt zu haben. Aber selbst wenn diese ursprüngliche Bedeutung, um derentwillen vor allem der Terminus aufgestellt worden ist, fallen gelassen würde, dürfte er kein glücklicher sein. Zwei Motive könnten für seine Bildung in Betracht kommen; 1) daß er ein bezeichnender Ausdruck ist für das, was er benennen soll, 2) daß eine phylogenetische Wertigkeit durch ihn hervorgehoben wird. Beide Bedingungen erfüllt er nicht. Das Mikro- verlangt ein Makro-, das nicht existiert; denn niemand wird das Verhältnis von Centrosoma und Kern durch ihre Gegenüberstellung als Mikro- und Makrocentrum gekennzeichnet finden. So könnte der Ausdruck nichts anderes bezwecken, als die Konception M. HEIDENHAIN's zu perpetuieren, wonach das Centrosoma dem Mikronucleus, der „Kern“ dem Makronucleus der ciliaten Infusorien entspreche, eine Anschauung, deren Unhaltbarkeit zweifellos ist.

---

Ich stelle zum Schluß die von mir gebrauchten Termini übersichtlich zusammen:

1) Centrosoma = Centralkörperchen (corpuscule central, corpuscule polaire), die größere der beiden in einander geschalteten körperlichen Differenzierungen im Centrum der Sphären.

Doppelcentrosom, ein in Zweiteilung begriffenes Centrosom, dessen Hälften noch zu einem einheitlichen Körper verbunden sind. — Der Prozeß, durch den ein solches zweiteiliges Centrosom entsteht, ist der der Verdoppelung, im Gegensatz zu dem der Separation, worunter die Trennung der beiden Hälften zu zwei neuen Sphärenmittelpunkten zu verstehen ist (vgl. S. 111). Ein in simultaner Dreiteilung begriffenes Centrosom wäre als Tripelcentrosom zu bezeichnen.

2) Centroplasma, die Substanz des Centrosoms.

3) Centriol = Centralkorn, das kleine in Ein- oder Zweizahl vorhandene Korn in der Mitte des Centrosoms.

4) Cytocentrum, indifferenter Ausdruck für das Centralorgan der Sphäre oder dessen Aequivalent. Das Centrosoma ist ein individualisiertes Cytocentrum.

5) Centronucleus, ein Kern, der ein Cytocentrum, sei es diffus, sei es konzentriert, in sich enthält (vgl. S. 183).

6) Netrum, im ursprünglichsten Falle der aus achromatischen Teilen des Centronucleus sich differenzierende zweipolige Fadenapparat (Spindel), sodann die aus manchen Centrosomen (Typus *Dialula*) bei deren Teilung hervorgehende Centralspindel (vgl. S. 182).

7) Kinetische Periode des Centrosoms, diejenige, während deren das Centrosom im Stande ist, eine zu karyokinetischer Wirkung befähigte Sphäre (Kinosphäre) zu erzeugen (vgl. S. 157 und S. 123).

8) Reparation des Centrosoms, Bildung eines Centrosoms aus einem diffusen Cytocentrum des Kernes (vgl. S. 193).

9) Regeneration des Centrosoms, Bildung eines solchen ohne Anknüpfung an ein bereits vorhandenes Cytocentrum (vgl. S. 194).

---



### Literaturverzeichnis.

---

- 1) BALLOWITZ, E., Ueber Sichtbarkeit und Aussehen der ungefärbten Centrosomen in ruhenden Gewebszellen. Zeitschr. f. wiss. Mikr. u. mikr. Techn., Bd. XIV, 1897.
- 2) BEHRENS, G., Die Reifung und Befruchtung des Forelleneies. Dissert. Würzburg 1898.
- 3) VAN BENEDEN, E., Recherches sur les Dicyemides. Bull. de l'Acad. Roy. de Belg., Sér. II, T. 41 et 42, 1876.
- 4) — Recherches sur la Maturation de l'Oeuf, la Fécondation et la Division cellulaire. Gand et Leipzig 1883.
- 5) — et NEYT, Nouvelles Recherches sur la Fécondation et la Division mitotique chez l'Ascaride mégalocephale. Bull. Acad. Roy. Belg., Sér. IV, T. 14, 1887.
- 6) BICKFORD, E. E., Notes on Regeneration and Heteromorphosis of Tubularian Hydroids. Journ. of Morph., Bd. IX, 1894.
- 7) BLOCHMANN, F., Ueber die Kernteilung bei Euglena. Biol. Centralbl., Bd. XIV, 1894.
- 8) BORN, G., Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIII, 1894.
- 9) BOVERI, TH., Ueber die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. III, 1887.
- 10) — Zellen-Studien, Heft 1. Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides. Jena 1887.
- 11) — Ueber den Anteil des Spermatozoon an der Teilung des Eies. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. III, 1887.
- 12) — Ueber partielle Befruchtung. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. IV, 1888.
- 13) — Zellen-Studien, Heft 2. Die Befruchtung und Teilung des Eies von Ascaris megalocephala. Jena 1888.
- 14) — Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. V, 1889.
- 15) — Zellen-Studien, Heft 3. Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. Jena 1890.

- 16) BOVERI, TH., Befruchtung. Ergebnisse d. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. I, Jahrg. 1891.
- 17) — Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigel-Eies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. Verh. d. Phys.-Med. Ges. zu Würzburg, N. F., Bd. XXIX, 1895.
- 18) — Ueber die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigel-Eier etc. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. II, 1895.
- 19) — Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Sitz.-Ber. d. Phys.-Med. Ges. zu Würzburg, Jahrgang 1896.
- 20) — Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschrift für C. von KUPFFER. Jena 1899.
- 21) BRAUER, A., Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ascaris megalocephala*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLII, 1893.
- 22) — Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von *Artemia salina*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIII, 1893.
- 23) BÜTSCHLI, O., Ueber den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig 1890.
- 24) — Ueber die sogenannten Centrialkörper der Zelle und ihre Bedeutung. Verh. d. Naturh.-Med. Ver. zu Heidelberg, N. F., Bd. IV, 1891.
- 25) — Ueber die künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figuren. Verh. d. Naturh.-Med. Ver. zu Heidelberg, N. F., Bd. V, 1892.
- 26) — Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.
- 27) CALKINS, G. N., The Phylogenetic Significance of Certain Protozoan Nuclei. Annals N. Y. Acad. Sci., XI, 1898.
- 28) — Mitosis in *Noctiluca miliaris*. Journ. of Morph., Vol. XV, 1898.
- 29) CARNOY, J. B., La cytodierèse de l'oeuf. La Cellule, Tome 2, 1886.
- 30) COE, W. R., The Maturation and Fertilization of the Egg of *Cerebratulus*. Zool. Jahrb., Abt. f. An. u. Ont., Bd. XII, 1899.
- 31) DOFLEIN, F., Karyokinese des Spermakerns. Arch. f. mikr. Anat., Bd. L, 1897.
- 32) — Ueber die Fortpflanzung von *Noctiluca*. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. zu München, Jahrg. 1899.
- 33) DRIESCH, H., Zur Analyse der Reparationsbedingungen bei *Tubularia*. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. in Zürich, Jahrgang XLI, 1896.
- 34) — Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. VIII, 1898.
- 35) VON ERLANGER, R., Ueber die Befruchtung und erste Teilung des *Ascariseies*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIX, 1897.

- 36) VON ERLANGER, R., Zur Kenntnis der Kern- und Zellteilung. II. Ueber die Befruchtung und erste Teilung des Seeigel-Eies. Biol. Centralbl., Bd. XVIII, 1898.
- 37) FARMER, J. B., On Spore-Formation and Nuclear Division in the Hepaticae. Annals of Botany, Vol. IX, 1895.
- 38) FISCHER, A., Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.
- 39) FLEMMING, W., Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitz.-Ber. d. K. K. Ak. d. Wiss. Wien, Bd. LXXI, 1875.
- 40) — Ueber Teilung und Kernformen bei Leukocyten, und über deren Attraktionssphären. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVII, 1891.
- 41) — Morphologie der Zelle. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Jahrg. 1897.
- 42) FOL, H., Recherches sur la Fécondation et le Commencement de l'Hénogénie chez divers Animaux. Mém. Soc. de Phys. et d'Hist. Nat., Genève 1879.
- 43) — Le Quadrille des Centres. Arch. Sc. Phys. et Natur. II. Pér., T. 25, 1891.
- 44) FRANCOTTE, P., Recherches sur la Maturation, la Fécondation et la Segmentation chez les Polyclades. Mém. cour. etc. publ. par l'Ac. roy. de Belgique, Tome 55, 1897.
- 45) — Rapport de M. Ed. VAN BENEDEN, premier commissaire. Bull. de l'Akad. des Sciences de Belgique, 1897.
- 46) FÜRST, E., Ueber Centrosomen bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LII, 1898.
- 47) GREEFF, R., Ueber den Bau und die Entwicklung der Echinodermen. Sitz.-Ber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Nat.-Wiss. zu Marburg, 1876.
- 48) GRIFFIN, B. B., The History of the Achromatic Structures in the Maturation and Fertilization of Thalassema. Transact. N. Y. Acad. Sc., 1896.
- 49) HACKER, V., Ueber die Bedeutung der Centrosomen. Arch. f. mikr. Anat., XLII, 1893.
- 50) HAMMAR, J. A., Ueber Sekretionserscheinungen im Nebenhoden des Hundes. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., Jahrg. 1897, Suppl.
- 51) HALLEZ, Recherches sur l'Embryogénie et sur les Conditions du Développement de quelques Nématodes. Mém. Soc. Sciences Lille, Sér. IV, T. 15.
- 52) HARPER, R. A., Kernteilung und freie Zellbildung in Ascus. Cytologische Studien aus dem Bonner Botanischen Institut. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897.
- 53) HEIDENHAIN, M., Ueber Kern und Protoplasma. Festschrift zum 50jähr. Doktorjub. KOELLIKER's. Leipzig 1892.
- 54) — Neue Untersuchungen über die Centrakörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIII, 1894.



- 55) HEIDENHAIN, M., Ueber die Mikrocentren mehrkerniger Riesenzellen sowie über die Centrankörperfrage im allgemeinen. Morpholog. Arbeiten, Bd. VII, 1897.
- 56) — Neue Erläuterungen zum Spannungsgesetz der centrierten Systeme. Morph. Arb., Bd. VII, 1897.
- 57) — und COHN, TH., Ueber die Mikrocentren in den Geweben des Vogelembryos etc. Morphol. Arbeiten, Bd. VII, 1897.
- 58) HENNEGUY, L. F., Nouvelles Recherches sur la Division cellulaire indirecte. Journ. Anat. Phys., T. 27, 1891.
- 59) — Sur les Rapports des Cils vibratils avec les Centrosomes. Arch. de l'anat. microscop., Vol. I, 1898.
- 60) HERTWIG, O., Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. I. Teil. Morph. Jahrbuch, Bd. I, 1875.
- 61) — Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Jena 1890.
- 62) — R., Ueber Befruchtung und Konjugation. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., 1892.
- 63) — Ueber Centrosoma und Centralspindel. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. zu München, Jahrg. 1895.
- 64) — Ueber die Entwicklung des unbefruchteten Seeigel-Eies. Festschrift für GEGENBAUR. Leipzig 1896.
- 65) — Ueber die Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abh. d. k. bayr. Ak. d. Wiss., II. C., Bd. XXIX, 1898.
- 66) — O. und R., Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.
- 67) HILL, M. D., Notes on the Fecundation of the Egg of Sphaerechinus granularis etc. Quart. Journ. Micr. Sc. N. S., Vol. XXXVIII, 1895.
- 68) HIS, W., Ueber Zellen- und Syncytienbildung. Studien am Salmonidenkeim. Abh. d. math.-phys. Cl. d. k. sächs. Ak. d. Wiss., Bd. XXIV, 1898.
- 69) ISHIKAWA, C., Studies of Reproductive Elements. II. Noctiluca miliaris Sur.; its Division and Spore-Formation. Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Japan, Vol. VI, 1894.
- 70) KEUTEN, J., Die Kernteilung von Euglena viridis. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LX, 1895.
- 71) v. KLINCKOWSTRÖM, A., Beiträge zur Kenntnis der Eireifung und Befruchtung bei Prostheceraeus vittatus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVIII, 1897.
- 72) KOSTANECKI, K., Ueber die Gestalt der Centrosomen im befruchteten Seeigel-Ei. Anat. Hefte, I. Abt., Bd. VII, 1896.
- 73) — und SIEDLECKI, Ueber das Verhältnis der Centrosomen zum Protoplasma. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIX, 1897.
- 74) LAUTERBORN, R., Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig 1896.

- 75) v. LENHOSSÉK, M., Beiträge zur Kenntnis der Zwischenzellen des Hodens. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1897.
- 76) — Ueber Flimmerzellen. Ergänzt.-Heft z. Anat. Anz., Bd. XIV, 1898.
- 77) LILLIE, F. R., Centrosome and Sphere in the Egg of Unio. Zool. Bulletin, Vol. I, Boston 1898.
- 78) LOEB, J., On the Nature of the Process of Fertilization and the Artificial Production of Normal Larvae (Plutei) from the Unfertilized Eggs of the Sea Urchin. American Journ. of Physiol., Vol. III, 1899.
- 79) MAC FARLAND, F. M., Celluläre Studien an Mollusken-Eiern. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. An. u. Ont., Bd. X, 1897.
- 80) MEAD, A. D., The Origin and Behavior of the Centrosomes in the Annelid Egg. Journ. of Morph., Vol. XIV, 1898.
- 81) MEVES, F., Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVIII, 1896.
- 82) — Zellteilung. Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch., Jahrg. 1898.
- 83) MEYER, O., Celluläre Untersuchungen an Nematoden-Eiern. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXIX, N. F. Bd. XXII, 1895.
- 84) MORGAN, T. H., The Production of Artificial Astrosphaeres. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. III, 1896.
- 85) — The Action of Salt-Solutions on the Unfertilized and Fertilized Eggs of Arbacia, and of other Animals. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. VIII, 1899.
- 86) MURRAY, J. A., Contributions to a Knowledge of the Nebenkern in the Spermatogenesis of Pulmonata. Zool. Jahrb., Abt. f. An. u. Ont., Bd. XI, 1898.
- 87) PRITZNER, W., Zur Kenntnis der Kernteilung der Protozoen. Morph. Jahrb., Bd. XI, 1886.
- 88) RABL, C., Ueber Zellteilung. Anatom. Anz., Jahrg. 4, 1889.
- 89) — Ueber den Bau und die Entwicklung der Linse. III. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXVII, 1899.
- 90) REINKE, F., Zellstudien, II. Teil. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIV, 1895.
- 91) — Untersuchungen über Befruchtung und Furchung des Eies der Echinodermen. Sitz.-Ber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. Berlin, Bd. XXX, 1895.
- 92) RÜCKERT, J., Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz., Bd. VII, 1892.
- 93) SALA, L., Experimentelle Untersuchungen über Reifung und Befruchtung der Eier bei Ascaris megaloccephala. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIV, 1894.
- 94) SCHAUDINN, F., Ueber den Zeugungskreis von Paramoeba eilhardi. Sitz.-Ber. d. K. Preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin, Jahrg. 1896.
- 95) — Ueber die Teilung von Amoeba binucleata GRUBER. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin, Jahrg. 1895.

- 96) SCHAUDINN, F., Ueber das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., 1896.
  - 97) SOBOTTA, J., Die Reifung und Befruchtung des Eies von *Amphioxus lanceolatus*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. L, 1897.
  - 98) STRASBURGER, E. u. a., Cytologische Studien aus dem Bonner Botan. Institut. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXX, 1897.
  - 99) VAN DER STRICHT, O., La Formation des deux Globules polaires et l'Apparition des Spermocentres dans l'Oeuf de Thysanozoon BROCCHI. Arch. de Biol., T. 15, 1897.
  - 100) VEJDOVSKÝ, F., Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888.
  - 101) — und MRÁZEK, Centrosom und Periplast. Sitz.-Ber. d. K. böhm. Ges. d. Wiss., 1898.
  - 102) WALDEYER, W., Ueber Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXII, 1888.
  - 103) — Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle. Deutsche med. Wochenschr., 1895.
  - 104) — Befruchtung und Vererbung. Leipzig 1898.
  - 105) WILSON, E. B., Archoplasm, Centrosome and Chromatin in the Sea-Urchin Egg. Journ. of Morph., Vol. XI, 1895.
  - 106) — The Cell in Development and Inheritance. New-York 1896.
  - 107) — and MATHEWS, A. P., Maturation, Fertilization and Polarity in the Echinoderm Egg. Journ. of Morph., Vol. X, 1895.
  - 108) ZELLER, E. Untersuchungen über die Fortpflanzung und Entwicklung der in unseren Batrachiern schmarotzenden Opalinen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIX, 1877.
  - 109) ZIEGLER, E. H., Experimentelle Studien über die Zellteilung I. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. VI, 1898.
  - 110) ZIMMERMANN, K. W., Beiträge zur Kenntniss einiger Drüsen und Epithelien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LII, 1898.
-



## Tafelerklärung.

### Tafel I.

Fig. 1—13. Schnitte durch Spermatocyten von *Ascaris megalcephala*. Pikrinessigsäure, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 1200.

Fig. 1—6. Diffuse Entfärbung der Centrosomen zur Darstellung der Centriolen.

Fig. 7—10. Volle Schwarzfärbung der Centrosomen.

Fig. 7a. Spermatocyte I. Ordnung in Teilung nach E. VAN BENEDEN (4, Planche XIXter, Fig. 17).

Fig. 11—13. Konzentrische Entfärbung der Centrosomen. Künstliche Centralkörper.

Fig. 14. Spermatozoen von *Echinus microtuberculatus*, in a—c voll gefärbt, in d—h konzentrisch entfärbt, h das Mittelstück in der Richtung der Spermatozoenachse gesehen. Vergr. ca. 2000.

Fig. 15. Fettähnliche Körperchen aus dem Ovarium von *Echinus microtuberculatus* mit konzentrischer Entfärbung des Eisenhämatoxylins.

Fig. 16. Schnitt durch eine Gruppe von *Ascaris*-Eiern. Nur die in verschiedener Höhe getroffenen Schalen sind gezeichnet. Eisenhämatoxylin. An den Berührungsstellen der Schalen bleiben bei der Entfärbung schwarze Flecken übrig.

Fig. 17. Schnitt durch ein Ei von *Echinus microtuberculatus*. Pikrinessigsäure, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 930. Körniger Zerfall der Centrosomen (plurikorpuskuläres Mikrocentrum nach M. HEIDENHAIN).

Fig. 18. Schnitt durch eine Furchungszelle von *Ascaris megalcephala*. Pathologischer Zerfall des Centrosoms (plurikorpuskuläres Mikrocentrum nach M. HEIDENHAIN).

## Tafel II.

Fig. 19—26. Centrosomen und Sphären aus Ovocyten von *Dialula sandiegensis* (nach F. MAC FARLAND). Vergr. ca. 1000.

Das innere Centrosom der I. Ovocyten-spindel (Fig. 19) teilt sich (Fig. 20—26) in die beiden Centrosomen der II. Ovocyten-spindel unter Bildung eines Netrums (Centralspindel).

## Tafel III.

Fig. 27—36. Eier und primäre Blastomeren von *Echinus microtuberculatus*. Pikrinessigsäure, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 1000.

Fig. 27. Stadium der Aequatorialplatte. Kugelige Centrosomen mit schwammiger Struktur.

Fig. 28. Tochterplatten. Die Centrosomen vergrößert.

Fig. 29. Tochterplatten weiter auseinandergerückt. Die Centrosomen noch größer und in der Richtung der Teilungsachse stark abgeplattet.

Fig. 30. Umwandlung des Centrosoms zur Scheibe.

Fig. 31. Scheibenförmige Centrosomen im Durchschnitt. Beginn der Kernbläschenbildung.

Fig. 32. Streckung des Eies. Aus den Chromosomen sind Gruppen von Kernbläschen entstanden. Die scheibenförmigen Centrosomen in beginnender Zweiteilung in, ausnahmsweise, zu einander senkrechten Richtungen. Entstehung der Doppelstrahlung in der alten Astrosphäre.

Fig. 33. Das Ei in Durchschnürung begriffen. Ruhende Kerne. Einem jeden angeschmiegt das langgestreckte Doppelcentrosom mit Doppelstrahlung.

Fig. 34. Das Ei in 2 Zellen geteilt. Das Doppelcentrosom lang über den gestreckten Kern hingezogen. Deutliche Doppelstrahlung.

Fig. 35. Entsprechendes Stadium in einem zum vorigen senkrechten Durchschnitt. Querschnitt durch den Verbindungsstiel des Doppelcentrosoms.

Fig. 36. Etwas späteres Stadium. In jeder Zelle 2 Tochtercentrosomen, in der linken noch durch einige Fasern verbunden.

Fig. 37a und b. Spermatocyte von *Astacus fluviatilis*. FLEMING'sche Flüssigkeit. Boraxkarmin. Isolationspräparat. b gegen a um ca. 90° gedreht. Im Centrum der Zelle ein Centrosoma. Die Chromosomen als Kugelschale um dasselbe angeordnet.

Fig. 38. Ei von *Echinus microtuberculatus*. Stück eines Schnittes senkrecht zur Teilungsachse. Ungewöhnliche Form der Centrosomenteilung. Vergr. ca. 1000

Fig. 39. Desgleichen, etwas späteres Stadium. In jedem Tochtercentrosom 2 Centriolen sichtbar. Vergr. ca. 1000.

Fig. 40a—d. Vier Schnitte durch ein zweizelliges Stadium von *Echinus microtuberculatus*, um die verschiedenen Durchschnitte durch die Centrosomen zu zeigen. Vergr. ca. 540.

#### Tafel IV.

Eier und primäre Blastomeren von *Echinus microtuberculatus*. Pikrinessigsäure, Eisenhämatoxylin.

Fig. 41—48. Schnitte senkrecht zur Teilungsachse des Eies, das eine Centrosom enthaltend. Vergr. ca. 930.

Fig. 41. Scheibenförmiges Centrosom von der Fläche.

Fig. 42. Beginn der Zweiteilung.

Fig. 43 und 44. Deutlich ausgeprägte Zweiteilung. Die Platte geht in eine diffuse Hantel über. Doppelstrahlung innerhalb der alten Sphäre.

Fig. 45. Das hantelförmige Centrosom kleiner und dichter geworden.

Fig. 46 und 47. Streckung desselben mit immer stärker ausgeprägter Doppelstrahlung.

Fig. 48. Die Endanschwellungen an entgegengesetzten Enden über den gestreckten Kern hinausragend; der Mittelteil in Auflösung. Die alte Sphäre fast erloschen.

Fig. 49—53. Schnitte, welche die alte Zellteilungsachse enthalten, zugleich in der Richtung der Streckung und Teilung des Centrosoms.

Fig. 49. Deutliche Zweiteilung des scheibenförmigen Centrosoms mit sehr gut ausgeprägter Doppelstrahlung. Vergr. ca. 1000.

Fig. 50. Verkleinertes hantelförmiges Centrosom, im Begriff, sich dem entstehenden Kern anzulegen. Vergr. ca. 930.

Fig. 51. Das hantelförmige Centrosom dem Kern angeschmiegt. Vergr. ca. 930.

Fig. 52. Streckung des hantelförmigen Centrosoms, so daß die Enden an opponierte Seiten des Kernes zu liegen kommen. Sowohl die Enden als der Verbindungsstiel in einigem Abstand vom Kerne. Vergr. ca. 1000.

Fig. 53. Ungewöhnliche Stiftform der Tochtercentrosomen, die noch durch einen über den Kern laufenden Strang verbunden sind. Vergr. ca. 930.

Fig. 54. Ei in Metakinese. Die Centrosomen durch und durch schwarz gefärbt. Vergr. ca. 1000.



Fig. 55a. Ovocyte II. Ordnung. Links oben die II. Richtungsspindel, neben dem Ei der I. Richtungskörper. Im entgegengesetzten Pole der gedrehte Spermakern; davor das Mittelstück mit Strahlung. Vergr. ca. 1000.

Fig. 55b. Ein Stück des gleichen Schnittes, stärker vergrößert. Vergr. ca. 2000.

### Tafel V.

Fig. 56 — 70. Eier und primäre Blastomeren von *Echinus microtuberculatus*. Pikrinessigsäure, Eisenhämatoxylin. Darstellung der Centriolen. Vergr. ca. 930.

Fig. 56. Stadium der Aequatorialplatte. Centrosomen sehr blaß. In jedem 2 Centriolen.

Fig. 57. Tochterplatten soeben völlig von einander gelöst. Centrosomen größer und stärker färbbar. In jedem 2 Centriolen.

Fig. 58. Tochterplatten weit auseinandergewichen. Die stark vergrößerten Centrosomen in der Richtung der Teilungsachse abgeplattet, körnig und sehr stark färbbar. In jedem 2 durch ein Fädchen verbundene Körnchen als Centriolen zu deuten.

Fig. 59. Etwas späteres Stadium. Umbildung der Chromosomen zu Kernbläschen. Das Präparat ist sehr stark entfärbt. In jeder Sphäre ein auf der Teilungsachse senkrechtcs Fädchen mit schwarzen Körnchen an den Enden (Centriolen).

Fig. 60. Schnitt senkrecht zur Teilungsachse. Stadium zwischen dem der Fig. 57 und dem der Fig. 58. Centrosom noch kreisförmig begrenzt; 2 durch ein Fädchen verbundene Centriolen.

Fig. 61. Schnitt wie der der Fig. 58, stärker entfärbt. In dem gestreckten Centrosom eine Aufhellung, in der ein in der Längsrichtung verlaufendes Fädchen mit Centriolen an den Enden sehr deutlich hervortritt.

Fig. 62. Gleiches Stadium, Schnitt senkrecht zur Teilungsachse. Die beiden Centriolen mit ihrem Verbindungsfädchen sehr deutlich.

Fig. 63. Abstoßung des „Centrodeutoplasma“. Die Centriolen mit ihrem Verbindungsfädchen jederseits zu erkennen. Kleine kugelige Kernbläschen gebildet.

Fig. 64. Etwas späteres Stadium. Die Kernbläschen größer. Hantelförmige Centrosomen mit Doppelstrahlung in der alten Sphäre.

Fig. 65. Gleiches Stadium, sehr stark entfärbt. Das hantelförmige Doppelcentrosom tritt sehr klar heraus; in der einen Anschwellung das Centriol deutlich, in der anderen dunkler gefärbten weniger gut hervortretend.

Fig. 66. Zweizellen-Stadium. In jeder Blastomere ein noch kleiner Kern. Die hantelförmigen Centrosomen völlig ungefärbt, dem Kern angeschmiegt, der in gleicher Richtung gestreckt ist. In jeder Anschwellung ein Centriol.

Fig. 67. Gleiches Stadium. Schnittrichtung senkrecht zu der der Fig. 66. Die beiden Centriolen einer jeden Blastomere liegen unter einander und sind nur bei verschiedener Einstellung sichtbar.

Fig. 68. Zweizellen-Stadium. Kerne gewachsen. Die Tochter-centrosomen mit je einem Centriol weiter am Kern auseinandergerückt.

Fig. 69. Späteres Stadium. Die Schwestercentrosomen an opponierten Kernseiten. In jedem bereits 2 Centriolen erkennbar.

Fig. 70. Kerne in Auflösung. Spindelbildung im Gange. In 3 der 4 Centrosomen 2 Centriolen erkennbar.

Fig. 71. Spermakopf im Ei mit seiner Sphäre. Im Centrum derselben blasses, längliches Centrosom mit 2 Centriolen. Vergr. ca. 2000.

Fig. 72. Desgleichen, etwas älter.

#### Tafel VI.

Fig. 73—89. Eier und primäre Blastomeren von *Ascaris megalocephala bivalens*. Alkohol-Essigsäure. Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 1400. In Fig. 74—87 volle Schwarzfärbung der Centrosomen, in Fig. 73, 88 und 89a und b konzentrische Entfärbung verschiedenen Grades. Die Figuren repräsentieren den Centrosomen-Cyklus von einem bestimmten Stadium der Mutterzelle bis zu dem gleichen Stadium der Tochterzelle und sollen besonders den Wechsel in der Größe und Gestalt der Centrosomen illustrieren.

Fig. 73. Ei mit fast fertiger Aequatorialplatte. Die kugeligen Centrosomen entfärbt bis auf ein kleines Pünktchen, das in seiner Größe ungefähr dem Centriol entspricht.

Fig. 74. Aequatorialplatte. Volle Schwarzfärbung der Centrosomen. Das linke zeigt die charakteristische Kegelform mit nach außen gerichteter Basis.

Fig. 75. Ei gestreckt. Weit entfernte Tochterplatten. Die Centrosomen zu bikonvexen Scheiben abgeplattet.

Fig. 76. Ei in Durchschnürung. Centrosom stark abgeplattet, es läßt sich ein mittlerer Bereich von einem Ringwulst unterscheiden, was im optischen Schnitt das Bild dreier Anschwellungen hervorruft.

Fig. 76a. Kopie der Fig. 8 (Pl. I) von VAN BENEDEN und NEYT (5).

Fig. 77. Primäre Blastomere. Kernbläschen noch nicht gebildet. Centrosom wieder annähernd kugelig, aber gegen das der Fig. 74 sehr beträchtlich kleiner geworden.

Fig. 78. Desgleichen, etwas späteres Stadium. Junger Kern, Centrosom weiter verkleinert.

Fig. 79. Desgleichen, noch später. Großer ruhender Kern. Centrosom abermals kleiner geworden.

Fig. 80. Desgleichen. Centrosom noch kleiner, in Teilung begriffen.

Fig. 81. Desgleichen. Zwei noch nahe benachbarte Tochtercentrosomen, durch ein feines Fädchen verbunden. Um jedes die umgebenden Teile der kleinen alten Sphäre neu centriert.

Fig. 82. Desgleichen. Schwestercentrosomen weiter entfernt. Sie sind gewachsen, ebenso die Sphären.

Fig. 83. Desgleichen. Schwestercentrosomen weiter auseinandergerückt, stärker gewachsen, ebenso die Sphären.

Fig. 83a. Kopie der Fig. 9 (Pl. I) von VAN BENEDEN und NEYT (5).

Fig. 84. Primäre Blastomere. Die Schwestercentrosomen abermals vergrößert und weiter von einander entfernt. Die beiden größer gewordenen Sphären vollständig von einander getrennt.

Fig. 85. Desgleichen. Die beiden mächtig entfalteten Sphären im Begriff, den Kern zwischen sich zu fassen. Die Centrosomen bedeutend gewachsen. Deutliche Mark- und Rindenschicht der Sphäre.

Fig. 86. Desgleichen. Die Centrosomen an entgegengesetzten Seiten des Kernes. Sie haben das Maximum ihrer Größe erreicht. Ihre Peripherie bereits diffus entfärbt. Deutliche hellere Markschrift der Sphäre.

Fig. 87. Desgleichen. Fertige Teilungsfigur. Centrosomen bereits etwas kleiner geworden.

Fig. 88. Desgleichen. Fertige Teilungsfigur. Centrosomen konzentrisch entfärbt.

Fig. 89. Desgleichen. Konzentrische Entfärbung der Centrosomen, in a ist die Schwarzfärbung auf einen noch ziemlich ansehnlichen, in b nach abermaliger Entfärbung auf einen kleinen Punkt reduziert. Auch die Chromosomen erleiden hierbei eine scheinbare Verkleinerung.

Fig. 90. Lebende Blastomere des Vierzellenstadiums von *Ascaris meg.*, unmittelbar vor der Teilung, in der Richtung der Teilungsachse gesehen. In der Mitte das Centrosom erkennbar, von Strahlung umgeben.

Fig. 91. Desgleichen; 2 Centrosomen opponiert am Kernbläschen.

## Tafel VII.

Fig. 92—97a. Primäre Blastomeren von *Ascaris megalocephala bivalens*. Alkohol-Essigsäure; Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 2000. Die Figuren zeigen die Teilung des Centrosoms und das erste Anwachsen der Tochtercentrosomen.



Fig. 92. Jüngstes von mir beobachtetes Stadium einer Verdoppelung in dem noch einheitlichen Centrosom.

Fig. 93. Ähnliches Stadium. Das Centrosom durch eine helle Furche verdoppelt.

Fig. 93a. Centrosom des in Fig. 80 (Taf. VI) dargestellten Schnittes schematisch in willkürlicher Vergrößerung.

Fig. 94. Die beiden Schwestercentrosomen beginnen auseinanderzurücken. Ein blasser Strang zwischen ihnen erkennbar.

Fig. 95. In der linken Blastomere die Centrosomen noch nahe benachbart mit deutlichem Verbindungsstrang. Sie sind gegenüber denen der Fig. 94 bereits etwas gewachsen. In der rechten Blastomere sind die Schwestercentrosomen bereits weiter entfernt und dementsprechend beträchtlich gewachsen, um jedes auch bereits eine deutliche Strahlung differenziert.

Fig. 96. Ähnliches Stadium wie in der linken Zelle der Fig. 95. Feines Fädchen zwischen den Schwestercentrosomen.

Fig. 97. In der linken Blastomere die Tochtercentrosomen etwas weiter von einander entfernt als in Fig. 96. Sie sind dementsprechend gewachsen, das Verbindungsfädchen geschwunden. Es beginnen sich Radien auf die beiden Centrosomen einzustellen. — In der rechten Blastomere sind die Schwestercentrosomen bereits weiter von einander entfernt (das eine, hell gezeichnete, liegt bedeutend tiefer) und demgemäß größer; die Strahlungen sehr gut ausgebildet.

Fig. 97a. Schwestercentrosomen ähnlich wie in den linken Blastomeren der Fig. 95 und 96. Der Verbindungsstrang winkelig gebogen und im Winkel ein kleines Korn.

Fig. 98. Primäre Blastomere von *Ascaris megalcephala* in Teilung. Das entfärbte Centrosom stark abgeplattet (vergl. Fig. 75, Taf. VI vom Ei); 2 Centriolen sichtbar. Vergr. ca. 2000.

Fig. 99. Primäre Blastomere von *Ascaris meg.* Abnorm lang nachweisbare Brücke zwischen den Schwestercentrosomen. Vergr. ca. 2000.

Fig. 100. Durchschnitt durch Sphäre und Centrosom aus einem Ei von *Ascaris meg.* senkrecht zur Spindelachse. Stadium wie Fig. 75 (Taf. VI) und Fig. 103 (Taf. VIII). Vergr. ca. 2000.

#### Tafel VIII.

Fig. 101. Stark vergrößerte Kopie der Fig. 2 (Pl. VI) von VÁN BENEDEN und NEYT (5).

Fig. 102 — 109. Eier und primäre Blastomeren von *Ascaris meg. bivalens*. Alkohol-Essigsäure, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 2000. Darstellung der Centriolen.

Fig. 102. Stadium der Aequatorialplatte. In jedem Centrosom 2 Centriolen nachweisbar.

Fig. 103. Tochterplatten noch nahe benachbart. Abplattung des Centrosoms; 2 Centriolen.

Fig. 104. Etwas späteres Stadium; 2 Centriolen.

Fig. 105—108. Primäre Blastomeren in verschiedenen Stadien der Kernrekonstruktion bis zu voller Ruhe. Ueberall 2 Centriolen in dem noch einfachen Centrosom.

Fig. 100. Primäre Blastomere mit fast fertiger Aequatorialplatte. In jedem Centrosom 2 Centriolen.

Fig. 110 und 111a—c. Zellen aus Embryonen verschiedenen Alters von *Ascaris megalocephala*, um die Größe der Centrosomen zu zeigen. Vergr. ca. 2000.

---

# Untersuchungen über den Herzschlag der Salpen.

Von

Dr. phil. L. S. Schultze,

Privatdozenten der Zoologie, Jena.

Mit Tafel IX—XI und 5 Figuren im Text.

## Uebersicht.

	Seite
Einleitung.	
I. Die spontanen Herzbewegungen bei unver-	
sehrtem Kreislauf.	
A. Die Herzthätigkeit bei lebenskräftigen Tieren . . . . .	223
1. Die zusammengesetzte Herzperiode . . . . .	223
a) Die absolute Länge der einzelnen Pulsationsreihen . . . . .	225
b) Das Längenverhältnis der ab- und advisceralen	
Pulsationsreihen . . . . .	230
c) Die Frequenz der Pulsationen in den ab- und	
in den advisceralen Reihen . . . . .	232
d) Schwankungen der Frequenz des Herzschlages	
am Individuum . . . . .	236
e) Die Frequenz des Herzschlages bei den ver-	
schiedenen Arten . . . . .	239
f) Dauer der Wechselfase . . . . .	240
2. Die einfache Herzperiode oder Pulsation . . . . .	240
a) Anfang der Pulsation . . . . .	240
b) Die fortschreitende peristaltische Welle . . . . .	242
c) Vorgänge am jeweiligen Arterienende des Herzens . . . . .	244
d) Pausen . . . . .	249
B. Absterbe-Erscheinungen . . . . .	250
C. Giftwirkungen . . . . .	253
II. Die spontanen Herzreize.	
A. Autotomie der spontanen Herzreize . . . . .	263
1. Isolierung . . . . .	264
2. Bedeutung des Centralnervensystems . . . . .	267
B. Centralisierung oder diffuse Verteilung der Reizherde	
bei Salpen und Ascidien? . . . . .	275
C. Die Blutfüllung . . . . .	277
D. Neuro- oder myogene Natur der spontanen Herzreize? . . . . .	279
III. Die Ursachen des periodischen Stromrich-	
tungs-Wechsels im Tunicatenkörper.	
A. Der Kreislauf des Blutes . . . . .	284
B. Bisherige Anschauungen über die Ursachen der Strom-	
umkehr . . . . .	291



	Seite
1. Der Nutzen der periodischen Stromumkehrungen . . . . .	291
2. Periodische Blutdruck-Änderungen als Ursache des periodischen Stromrichtungs-Wechsels . . . . .	294
C. Versuch einer Analyse . . . . .	302
1. Verhalten des Reizcentrums A während der Thätigkeit des entgegengesetzten Centrums B . . . . .	303
2. Das Leitungsvermögen . . . . .	310
3. Die Erregbarkeit . . . . .	310
(4. Reizerzeugung) . . . . .	314
D. Das Zustandekommen der charakteristischen Herzthätigkeit der Tunicaten . . . . .	314
1. Eine koordinierte Bewegung in Gestalt regelmäßiger, stets vom Herzende ausgehender Pulsationen . . . . .	315
2. Wie treten die Faktoren zum periodischen Wechsel der Stromesrichtung zusammen? . . . . .	318
3. Die Wechselfasen . . . . .	322
Schluß. Litteratur. Figuren-Erklärung . . . . .	324

Die einzig im Tunicaten-Körper zu beobachtende Erscheinung, daß ein anatomisch wohl gesondertes Herz abwechselnd bald in der einen, bald in der entgegengesetzten Richtung das Blut durch den Körper treibt, ist oft beschrieben, aber weit seltener und nur unvollständig experimentell untersucht worden. Einer eingehenden Experimentaluntersuchung ist aber der periodische Wechsel der Kontraktionsrichtung des Tunicaten-Herzens deshalb um so mehr wert, als bei der morphologisch wohlbegründeten Gleichwertigkeit des Tunicaten- und Vertebraten-Herzens ein physiologischer Vergleich beider noch näher liegt als die zum Teil gut gelungenen Versuche anderer Autoren, das Herz eines weiter abseits stehenden Wirbellosen mit dem der Wirbeltiere in Parallele zu setzen.

TH. W. ENGELMANN, der mich vor drei Jahren in das Studium der Wirbeltier-Herzthätigkeit einführte, hat mir für Fragen aus dem Gebiete der Cirkulation nachhaltiges Interesse eingepflanzt; ich wandte es im vergangenen Sommer den Bewegungen des Salpen-Herzens zu, die seit ihrer zweimaligen Entdeckung durch VAN HASSELT (17) und ESCHSCHOLTZ (11) wohl jeden fesseln, der diese glashellen Planktontiere lebend untersucht.

Einen mehrmonatlichen Aufenthalt am Mittelmeer ermöglichte mir die Bewilligung einesurlaubes und die Zuwendung eines Stipendiums aus der P. VON RITTER'schen Stiftung für phylogenetische Zoologie durch meinen hochverehrten Lehrer E. HAECKEL, dem ich hier meinen herzlichsten Dank wiederhole.

## I. Die spontanen Herzbewegungen bei unversehrtem Kreislauf.

### A. Die Herzthätigkeit bei lebenskräftigen Tieren.

Eine genaue Kenntnis des Herzschlages im normalen Tier ist natürlich unentbehrlich für die Beurteilung der später zu schildernden experimentell hervorgerufenen Veränderungen. Die Vernachlässigung dieses Ausgangspunktes hat in der That, wie sich zeigen wird, früher wiederholt zu Irrtümern geführt. Die Zahl der gleich gerichteten Pulsationen bis zur jedesmaligen Umkehr der Stromesrichtung ist ein wertvoller, weil äußerst empfindlicher Indikator, wenn es gilt, die Wirksamkeit irgend eines Eingriffes auf die Herzthätigkeit zu prüfen. Aber diese Pulsationszahl variiert auch spontan oft beträchtlich. Um sie in dem eben angedeuteten Sinne eindeutig verwerten zu können, ist es daher erforderlich, die Art der Variation und ihre Abhängigkeit von den äußeren Bedingungen und der individuellen Disposition des Tieres auf möglichst breiter Basis festzustellen.

Das ist der Sinn der folgenden Tabellen. Ihre Zahl ließ sich nicht noch weiter reduzieren, da die Untersuchung vergleichend auf 3 verschiedene Arten ausgedehnt werden sollte: auf *Salpa africana-maxima* FORSK., *Cyclosalpa pinnata* (FORSK.) und *Salpa democratica-mucronata* FORSK. Die Tabellen enthalten gleichzeitig Material über die Frequenz der Herzschläge, über die, was die Salpen betrifft, nur spärliche und korrekturbedürftige Angaben vorliegen.

#### 1. Die zusammengesetzte Herzperiode.

Zur Orientierung ist hier zunächst die Nomenklatur zu erläutern, die im folgenden angewandt wird.

In ihrem Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie sprechen VOGT und YUNG (38, S. 281 ff.) von einem vorderen und einem hinteren Ende des Salpen-Herzens. Das ist an sich durchaus berechtigt, erschwert aber einen Vergleich mit dem Ascidien-Herzen, dessen beide Enden nach denselben Autoren vorwärts gerichtet sind. Der rein topographischen Unterscheidung zog ich daher eine allgemeingiltigere Benennung der Herzenden nach den Hauptkanälen vor, in die sie sich fortsetzen. Das

vordere Ende des Salpen-Herzens sei daher das hypobranchiale, das hintere das viscerele Herzende genannt. Die Kontraktionen des Herzens in der Richtung auf die Eingeweide (vom venösen hypobranchialen — zum arteriellen visceralen Herzende) werden nach dem Vorschlage KRUKENBERG's (21, S. 158) als ad-viscerale, die entgegengesetzten (vom jetzt venösen visceralen — zum arteriell-hypobranchialen Herzende gerichteten) als ab-viscerale Herzschläge bezeichnet. Die aufeinander folgenden gleichgerichteten Schläge bilden eine Pulsationsreihe. Die sehr variable Pause, die zwischen einer ab- und einer advisceralen Reihe liegt, also den Wechsel der Stromrichtung einleitet, sei die Wechsepause genannt.

Als zusammengesetzte Herzperiode, die uns zunächst beschäftigen wird, bezeichnen wir den Ablauf einer ab-visceralen und einer advisceralen Pulsationsreihe nebst der einer jeden folgenden Wechsepause.

Zur Untersuchung wurden die Tiere in ein cylinderförmiges, mit Seewasser gefülltes Standglas gesetzt, den Mund nach oben gekehrt, und halb in auf-, halb in durchfallendem Lichte beobachtet.

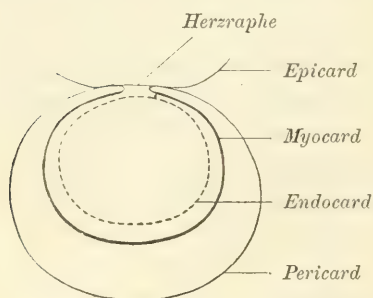


Fig. 1. Schematischer Querschnitt durch das Herz einer Salpe.

Das Herz, ein kurzer, weiter, bogenförmig gekrümmter, zarter Beutel, der seine Konvexität („Rücken“) nach rechts kehrt, liegt auf der rechten Seite der Bauchfläche des Körpers. Bei *Salpa africana-maxima* nimmt es den Raum zwischen dem Vorderende des Eingeweideknäuels und dem Hinterende der Hypobranchialrinne ein. Bei *Cyclosalpa pinnata* dagegen, deren Darm zu keinem Nucleus aufgerollt ist,

liegt das Herz in dem Winkel, den der Kiemenbalken mit dem gerade nach vorn ziehenden Darmkanal bildet, ventral und rechts neben dem Hinterende der Hypobranchialrinne.

Die muskulöse Herzwand schlägt sich dorsal direkt in das epitheliale Pericard um, ohne daß sich die Umschlagsränder selbst berührten (s. Fig. 1). Der so entstehende Längsspalt des Herzens wird durch eine Herzraphe (VAN BENEDEN und JULIN, 1, p. 82) verschlossen, die zum Epicard gehört.



Die Zeitmessungen wurden derart vorgenommen, daß ich Anfang und Ende jeder Pulsationsreihe, deren einzelne Schläge gezählt wurden, wo es nötig war, auch Anfang und Ende der Wechselfpause laut angab, während der Präparator CIALONA, dessen Zuverlässigkeit in diesem Punkte zuvor erprobt wurde, den Stand der Sekundenuhr im Augenblicke jeder lauten Zählung notierte.

Dreierlei bestimmt den Charakter der zusammengesetzten Herzperiode: 1) die absolute Zahl der Pulsationen und das Verhältnis dieser Pulsationszahlen in den ab- und advisceralen Reihen; 2) die Frequenz der Pulsationen; 3) die Dauer der Wechselfpause.

a) Die Zahl der einander folgenden gleich gerichteten Pulsationen oder die absolute Länge der einzelnen Pulsationsreihen

ist äußerst veränderlich. Eine allgemeine oder auch nur innerhalb der Art gültige Norm läßt sich nicht aufstellen, da die Zahl schon an einem und demselben Individuum innerhalb weiter Grenzen schwankt. Bei Beurteilung der Verschiedenheiten, die gleichzeitig frisch eingefangene Tiere in Bezug auf ihre Herzthätigkeit zeigen, muß der unkontrollierbare Einfluß aller der unbekannten Umstände in Betracht gezogen werden, die vor dem Fang auf das Tier eingewirkt haben. Dazu kommt offenbar noch eine von äußeren Bedingungen unabhängige individuelle Variabilität der Pulsationsreihen-Länge. Denn selbst an Tieren einer und derselben Kette, die durch ihren Zusammenschluß noch relativ am meisten Garantie bieten, daß sie sich auch vor dem Fang unter annähernd gleichen Bedingungen befunden haben, zeigen vergleichende Beobachtungen beträchtliche Verschiedenheiten in der Reihenlänge. Um hier eine Normalzahl festzustellen, wäre eine große Statistik erforderlich, die für die verschiedenen Arten, Generationen, Altersstadien und für die verschiedenen Individuen den Einfluß der Jahreszeit, der Wassertemperatur, des Sauerstoffgehaltes im Wasser, des Ernährungszustandes etc. einzeln und mit anderen Faktoren kombiniert feststellt.

Uns kommt es hier vor allem darauf an, die spontan eintretenden Veränderungen der Pulsationsreihen-Länge an gefangen gehaltenen Tieren kennen zu lernen, um sie mit Sicherheit von denjenigen Veränderungen unterscheiden zu können,

die sich als Folgen bestimmter experimenteller Eingriffe ergeben. Es läßt sich leicht konstatieren, daß ein Aufenthalt in nicht erneuertem, also sauerstoffarmem Wasser sehr bald eine Verlängerung der einzelnen Pulsationsreihen zur Folge hat: s. Tab. 21—23.

Da an heißen Tagen die kleinen im Zimmer stehenden Aquarien sich allmählich erwärmen und Temperatur-Unterschiede von mehreren Graden vielleicht nicht ohne Einfluß auf den Herzschlag sind, wurde der eben genannte Satz nur auf diejenigen Fälle basiert, in denen die Temperatur des Wassers so gut wie konstant blieb. Das trifft in vollkommener Weise in den Fällen zu, in denen schon während der kurzen Zeit der Beobachtung selbst eine allmähliche Verlängerung sowohl der ab- als der advisceralen Reihen eintritt:

Tab. 1<sup>1)</sup>.

*Salpa africana-maxima* (gener. catenaria), 7 1/2 cm lang, bei 21° C.

Abv.		W.-P.	Adv.		W.-P.
Zahl	Zeit in Sek.		Zahl	Zeit in Sek.	
15	20	3	17	25	2
14	20	2	17	23	3
16	20	2	18	25	2
16	23	2	19	26	2
17	23	2	19	28	2
18	23	2	20	28	2
18	24	2	19	28	2
18	22	2	19	29	2
18	23	2	20	29	2
19	25	2	23	31	2

1) In dieser und allen folgenden Tabellen ist die Zahl der sich folgenden abvisceralen (Abv.) und der sich folgenden advisceralen (Adv.) Einzelpulsationen mit großen Ziffern angegeben. Die Zeit, die jede Pulsationsreihe zu ihrem Ablauf braucht, ist jedesmal rechts neben der ihr zugehörigen Pulsationszahl in kleinen Ziffern angegeben. Ebenfalls mit kleinen Ziffern ist die Dauer der Wechselfpause (W.-P.) notiert; wo die Wechselfpause ihrer Kürze wegen nicht besonders notiert wurde, ist ihre Dauer in die Pulsationszeit mit eingerechnet.

Demnach sind die Tabellen, z. B. Tab. 1, folgendermaßen zu

Tab. 2.

*Cyclosalpa pinnata* (gen. cat.), 8,2 cm lang, bei 19° C.

Tab. 3.

*Salpa democratica-mucronata* (gen. solitaria), 7 mm lang, bei 21° C. Die Wechselfpause betrug kaum 1 Sek.

Tab. 2.

Tab. 3.

Abv.		W.-P.	Adv.		W.-P.
Zahl	Zeit in Sek.		Zahl	Zeit in Sek.	
30	75	3	55	132	2
42	102	2	67	159	3
48	112	3	81	186	3
50	115	2	81	185	3
53	120	3	85	189	3
52	120	2	80	178	2
54	120	2	86	189	3
53	116	4	92	197	4
54	119	3	91	197	3
55	118	2	92	200	3

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
38	19	15	14
40	21	15	12
40	23	15	17
44	20	18	14
56	29	22	15
59	30	22	15
68	34	27	16
81	41	28	19
86	42	26	20
87	43	33	20
78	41	35	22
87	44	35	22

Da sich die Tiere während dieser Beobachtungen in einem relativ engen Gefäß befanden, sind auch diese Verlängerungen der Pulsationsreihen auf die schnell zunehmende Verschlechterung des Wassers zurückzuführen, die in größeren Behältern sich erst nach Stunden bemerkbar macht.

Daß aber auch ohne sichtliche Veränderungen des umgebenden Mediums, unvermittelt, aus unbekannten Gründen die Länge der Pulsationsreihen sich ändern kann, ist für den Experimentierenden ebenfalls von Wichtigkeit. Denn diese plötzlichen Schwankungen verpflichten ihn, auch in schwierigen Fällen durch mehrfache Wiederholungen des Versuches die Un-

verstehen: Das Herz der Salpe führt zunächst 15 sich unmittelbar folgende abviscerale Pulsationen in 20 Sekunden aus. Nach einer Pause von 3 Sekunden, während der das Herz still steht (Wechselfpause), zieht sich das Herz in entgegengesetzter Richtung zusammen und führt jetzt 17 adviscerale Pulsationen in 25 Sekunden aus. Nach einer abermaligen Wechselfpause von 2 Sekunden beginnt eine zweite zusammengesetzte Herzperiode mit 14 abvisceralen Schlägen etc.



abhängigkeit seines Resultates von eventuell gleichsinnig gerichteten spontanen oder durch Zufälligkeiten in der Versuchsanordnung hervorgerufenen Schwankungen der Herzthätigkeit zu erweisen. Der Hauptmangel der KRUENBERG'schen Experimente ist der, daß dieser Punkt vernachlässigt ist, und daß sich der Autor gleichzeitig mit der Beobachtung einiger weniger Pulsationsreihen begnügte, die deshalb nicht beweisend, zum Teil direkt irreführend sind, weil auf die vorläufig unerklärlichen, spontanen Schwankungen der Reihenzahl, die am Versuchstiere leicht auftreten, keine Rücksicht genommen ist. Die folgenden warnenden Beispiele solcher unerklärter Schwankungen mögen zugleich zeigen, daß der Herzschlag der Salpen keineswegs immer die Regelmäßigkeit aufweist, die C. VOGT (37) beobachtet und als charakteristisch für die ganze Gruppe hingestellt hat:

Tab. 4.

*Salpa democratica-mucronata* (gen. sol.), 1 cm lang, bei 21° C. Die Wechsellause betrug hier und in der folgenden Tabelle nur Bruchteile einer Sekunde.

Tab. 5.

*Salpa africana-maxima* (gen. cat.), 4 cm lang, bei 24° C.

Tab. 4.

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
23	15	15	10
25	13	17	10
28	14	19	11
36	17	14	8
17	9	6	4
78	47	17	9
30	16	20	12
38	18	19	17
148	63	26	15
47	24	20	13

Tab. 5.

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
16	15	29	32
21	22	45	45
40	41	52	54
43	45	57	56
?	50	44	45
54	50	26	27
42	39	56	56
55	52	57	56
52	50	65	60
59	57	65	63
63	62	71	68
88	85	87	82

In der letzteren Tabelle ist ein auffallend schnelles, sprunghaftes erfolgendes Anwachsen der Reihenzahl zu beobachten.

Im Gegensatz hierzu eine Vorstellung von der Regelmäßigkeit der Reihenlängen zu geben, wie sie in jeder der 3 untersuchten Arten anzutreffen ist, dienen die folgenden Tabellen:

Tab. 6.

*Salpa africana-maxima* (gen. cat.), 13,2 cm lang, 8 1/2 Stunden nach dem Fange, 20,7 C.

Abv.		W.-P.	Adv.		W.-P.
Zahl	Zeit in Sek.		Zahl	Zeit in Sek.	
106	175	2	108	180	1
107	177	2	113	186	1
104	173	1	111	185	2
104	170	2	111	182	2
106	173	2	114	187	2

Tab. 7.

*Cyclosalpa pinnata* (gen. cat.), 7 cm lang, 2 Stunden nach dem Fange, bei 21° C.

Tab. 8.

*Salpa democratica-mucronata* (gen. cat.), 7 mm lang, bei 21° C.

Tab. 7.

Abv.		W.-P.	Adv.		W.-P.
Zahl	Zeit in Sek.		Zahl	Zeit in Sek.	
35	78	2	43	100	2
36	82	3	45	103	2
36	79	2	43	102	3
35	79	2	44	101	2
37	82	2	45	98	2

Tab. 8.

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
45	25	36	20
46	25	38	25
52	30	40	25
51	28	42	27
50	29	42	24
47	27	38	19
48	31	33	22
41	26	36	22
42	27	35	23
46	25	33	20
44	25	33	20

b) Das Längenverhältnis der ab- und advisceralen Pulsationsreihen

ergiebt sich aus einem Vergleich der beiderseitigen Schlagzahlsummen, die am Fuße jeder Tabelle angegeben sind. Auch hier gilt, was vorher von der absoluten Länge der Pulsationsreihen gesagt wurde, daß es unmöglich ist, ein Normalmaß anzugeben. Sowohl an einem und demselben Individuum unter verschiedenen Bedingungen als an verschiedenen Individuen unter gleichen Bedingungen variiert das Längenverhältnis der ab- und advisceralen Reihen. KRUKENBERG sagt: „Das Salpenherz leistet in dieser Beziehung das Möglichste. Es läßt sich innerhalb gewisser, aber weiter Grenzen kaum ein Fall ausfindig machen, den man nicht beobachten könnte. Von 100 ununterbrochen folgenden advisceralen Schlägen und Einem, diesen entsprechenden Rückschläge einerseits, und von 100 abvisceralen Pulsationen mit einem nachfolgenden Schlage nach entgegengesetzter Richtung andererseits werden alle Uebergänge zur Beobachtung gelangen können“ (S. 162/163).

Diese Angabe, mit der KRUKENBERG zu motivieren sucht, daß es nicht der Mühe wert sei, derartigen Erscheinungen näher zu treten, ist stark übertrieben, und die Geringschätzung, die der Autor dabei den normalen Verhältnissen des Herzschlages gegenüber zeigt, ist hier am wenigsten angebracht. Schon daß das Längenverhältnis der ab- und advisceralen Pulsationsreihen, wie es sich nach gewissen Eingriffen in die Circulation darstellt, in die allgemeine Frage nach den Ursachen des periodischen Stromrichtungswechsels direkt hineingezogen worden ist, muß den, der diese Frage fördern will, auf das Studium der entsprechenden Verhältnisse am unversehrten Tiere führen. Die Größe der Variabilität in der Länge der ab- und advisceralen Pulsationsreihen bei gleich großen und unter gleichen Bedingungen gehaltenen Artgenossen illustrieren die folgenden Tabellen:

Tab. 9.

*Salpa democratica-mucronata* (gen. sol.), 1 cm lang, 5 Stunden nach dem Fang, bei 21° C. Die Wechselepase betrug kaum 1 Sek.

Tab. 10.

*Salpa democratica-mucronata* (gen. sol.) etc., wie in Tab. 9.



Tab. 9.

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
23	11	10	7
23	13	7	5
20	12	8	8
23	12	7	5
20	13	10	6
19	10	9	8
21	11	8	9
21	11	8	5
20	10	9	6
20	14	7	5
19	10	8	7
18	11	9	7
247	138	100	78

Tab. 10.

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
70	33	53	32
80	38	62	37
80	38	67	38
82	39	70	41
80	39	81	46
89	45	71	39
85	43	75	42
85	42	86	48
89	44	83	46
94	48	84	47
97	47	86	48
931	456	818	464

Während also im ersteren Fall (Tab. 9) die advisceralen Schläge zu den abvisceralen sich verhalten wie 100:247, ist das Verhältnis unter völlig gleichen Bedingungen im zweiten Falle 100:114.

Schon unentwickelte gleichartige Knospen im Innern der Amme, wo die Existenzbedingungen doch wohl als relativ gleichförmig angenommen werden können, zeigen starke individuelle Verschiedenheiten.

Tab. 11.

*Salpa democratica-mucronata* (gen. cat.), 1,2 mm. lange Stolo-Knospe. Wechselfpause sehr kurz.

Tab. 12.

Ebenso große Knospe aus derselben Kette wie die in Tab. 11.

Tab. 11.

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
100	44	160	60
190	88	92	38
290	132	252	98

Tab. 12.

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
104	43	197	81
77	32	176	70
56	27	150	67
237	102	523	218

In der ersten Knospe verhalten sich adv. P.: abv. P. = 100:115  
in der zweiten Knospe = 100:45.

Was den Wechsel dieser Verhältnisse an einem und demselben Individuum betrifft, so berichtet KRUKENBERG, daß nach längerer Gefangenschaft nicht selten ein Zurücktreten der advisceralen Pulsationen den abvisceralen gegenüber zu beobachten sei. Als Ergänzung diene der später in anderem Zusammenhang mitgeteilten Fall in Tab. 23 a und b, der umgekehrt eine Ueberhandnahme der ursprünglich minderzähligen advisceralen Pulse zeigt.

c) Die Frequenz der Pulsationen in den ab- und advisceralen Reihen.

verhält sich bei den Salpen nach KRUKENBERG folgendermaßen: „Jeder abviscerale Schlag bedarf am normalen Tiere ungleich längere Zeit als ein Schlag nach entgegengesetzter Richtung. Ich sehe als Regel das Verhältnis an, wo 12 adviscerale Schläge 15—20 Sekunden und die darauf folgenden 3—6 abvisceralen Schläge inkl. der zwischen beiden Schlagfolgen meist bestehenden Pause ungefähr die gleiche Zeit gebrauchen; zu 3 abvisceralen Schlägen allein bedarf das Herz für gewöhnlich 6 oder 7 Sekunden“ (S. 163). Ist diese Angabe richtig, dann wäre damit eine physiologische Ungleichheit der beiden Puls-erzeugenden Herz-Enden erwiesen, die für die Lehre vom Zustandekommen eines koordinierten Wechsels der Blutstromrichtung in Betracht zu ziehen wäre.

Unterschiede in der Frequenz der ab- und advisceralen Pulse können bei der Kleinheit der hier in Betracht kommenden Zeiten nur durch zahlreiche und genau ausgeführte Einzelmessungen festgestellt werden, mit den oben genannten wenigen und oberflächlich geschätzten Zahlen KRUKENBERG's ist nichts gedient. Meine den KRUKENBERG'schen widersprechenden Resultate ergeben sich aus einer tabellarischen Berechnung<sup>1)</sup> und Vergleichung der Zeiten, deren immer 100 ab- und 100 adviscerale Pulsationen bedürfen. Die Zeit der Wechspausen wurde in allen Fällen den Pulsationszeiten mit zugerechnet; das durfte geschehen, da die beiden Wechspausen jeder zusammengesetzten

---

1) Da Bruchteile von Sekunden in unserem Fall innerhalb der Beobachtungsfehlergrenze lagen, wurde bei der Berechnung die erste Decimale der Endsumme als 1 zugezählt, wenn sie mehr als 5 betrug, nicht berücksichtigt, wenn sie kleiner war.

Periode entweder gleich lang oder ihre Differenz im Verhältnis zu den Pulsationszeiten so gering ist, daß sie vernachlässigt werden kann.

Das Ergebnis meiner Beobachtungen war, daß die Frequenz der abvisceralen und der advisceralen Pulsationen im allgemeinen die gleiche ist. Als Belege seien aus der Statistik folgende typische Fälle für jede der drei untersuchten Arten mitgeteilt:

Tab. 13.

*Salpa africana-maxima* (gen. cat.), 13,5 cm lang, 7 Stunden nach dem Fang, bei 20,2° C.

Abv.		W.-P.	Adv.		W.-P.
Zahl	Zeit in Sek.		Zahl	Zeit in Sek.	
74	125	1	101	174	2
73	123	1	98	175	2
73	117	2	100	174	2
77	129	2	109	187	2
84	141	2	114	195	2
82	156	2	121	205	2

Die Berechnung ergibt, daß je 100 abviscerale Pulsationen 175 Sek., ebenso viel adviscerale P. 174 Sek. bedürfen.

Tab. 14.

*Cyclosalpa pinnata* (gen. cat.), 2,8 mm lange Knospe im Innern des Solitär-Tieres.

Tab. 15.

*Cyclosalpa pinnata* (gen. cat.), 12 mm lang, bei 22° C (aus einer jungen freien Kette von 16 Individuen).

Tab. 14.

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
66	102	54	84
68	101	37	57

Tab. 15.

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
123	117	102	87
135	122	110	96
132	120	112	95
139	120	110	90
113	100	97	95

Tab. 16.

*Cyclosalpa pinnata* (gen. sol.), während der Gefangenschaft geboren, 3 cm lang, bei 21° C.

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
125	145	126	143
135	155	132	152
140	163	126	136
135	159	122	140
139	165	132	153

Diese 3 Tabellen zeigen für 3 verschiedene Entwicklungsstadien von *Cyclosalpa*, daß trotz weitgehender individueller Differenz des Herzrhythmus im ganzen, doch im einzelnen Individuum die Frequenz der ab- und advisceralen Pulsationen die gleiche ist: in den 3 Fällen brauchten je 100 abviscerale Pulsationen 151, 90 und 117 Sek., die ihnen entsprechenden advisceralen Pulsationen 155, 87 und 113 Sek. Die geringe Differenz der einander entsprechenden Zahlen liegt innerhalb der Grenze der Beobachtungsfehler.

Tab. 17.

*Salpa democratica-mucronata* (gen. cat.), 1,7 mm lang, bei 21° C (aus einer Kette von 35 Individuen).

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
67	33	136	73
56	30	166	82
57	30	149	75
50	25	110	70
51	30	140	74
50	28	138	70
49	25	141	71
48	27	146	73
43	25	127	65

100 abviscerale Pulsationen brauchen in diesem Falle 54 Sek., 100 adviscerale P. 52 Sek.

Wie notwendig es ist, zur Feststellung der Norm derartige wie die vorhergehenden Beobachtungen auf möglichst viele Individuen auszudehnen, geht daraus hervor, daß zwischen den typischen Fällen auch deutliche Ausnahmen zu finden sind, die mit der Regel leicht verwechselt werden können, wenn man



sie (wie es KRUKENBERG offenbar geschah) zufällig allein erhält. In diesen Ausnahmefällen ist das Tempo bald der ab-, bald der advisceralen Herzschläge ein schnelleres. Tab. 22a (S. 237) zeigt ein Vorherrschen der advisceralen, die folgenden Tabellen dagegen eine größere Schnelligkeit der abvisceralen Pulse:

Tab. 18.

*Salpa africana-maxima* (gen. cat.), 11,5 cm lang, bei 20,5° C.

Tab. 19.

*Salpa africana-maxima* (gen. cat.), 12 cm lang, bei 20,5° C.

Tab. 18.

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
34	50	19	33
30	47	20	37
33	49	20	37
34	51	22	38
36	53	22	38

Tab. 19.

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
49	67	29	50
50	75	32	52
55	78	33	55

In diesen Fällen brauchen je 100 abviscerale Pulsationen 150 und 143 Sek., während die gleiche Anzahl advisceraler Pulsationen erst in 178 und 167 Sek. abläuft.

In gleichem Sinne, aber auffallend stark wich von der Regel der Herzschlag eines (vielleicht geschädigten) *Cyclosalpa*-Embryo ab, der sich durch den wasserklaren Körper des Muttertieres gut beobachten ließ:

Tab. 20.

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
95	123	6	23
40	53	3	16
45	87	6	23
76	111	3	11
39	62	3	13
28	102	6	16
36	56	1	10
28	48	2	8
36	53	2	11
35	56	5	17

Diese Tabelle lehrt, daß, während 100 abviscerale Pulse nur 164 Sek. brauchen, die gleiche Zahl advisceraler Pulsationen 400 Sek. in Anspruch nimmt! Diese Verlangsamung des Herzschlages kommt, wie in den meisten Fällen, so auch hier nicht durch einen verlangsamten Ablauf der einzelnen, peristaltischen Welle, sondern durch Verzögerungen in der Aufeinanderfolge der Wellen zustande.

Für *Salpa democratica-mucronata* enthält die Tab. 3 (S. 227) ein Beispiel von Ueberwiegen der abvisceralen Pulse: 100 abviscerale P. brauchen hier 51 Sek., ebenso viel adviscerale dagegen 71 Sek.

#### d) Schwankungen der Frequenz des Herzschlags am Individuum.

Die respiratorische Rolle des Salpen-Blutes ist experimentell noch nicht erwiesen worden, „es ist farblos, erleidet an der Luft keine Farbenveränderung und könnte sehr wohl nur von nutritiver Bedeutung für den Organismus der Salpen sein“ (21, S. 162).

In Uebereinstimmung hiermit steht, was KRUKENBERG an Salpen beobachtet zu haben glaubt, die er in nicht erneuertem Seewasser längere Zeit gehalten hatte; er sagt darüber: „von dem Gesichtspunkte aus, daß der für die Gewebeatmung erforderliche Sauerstoff durch das Blut den einzelnen Zellen des Salpenkörpers zugeleitet wird, . . . hätte man glauben sollen, daß das Herz bei eintretender Atemnot rascher schlagen . . . würde; derartiges wird aber nicht beobachtet. Ein Mechanismus wie er am Respirationsapparate der Säugetiere nachgewiesen, durch den die Respirationsmuskeln bei Kohlensäureanhäufung und Sauerstoffmangel im Blut zu kräftiger Thätigkeit angeregt werden, existiert am Salpenherzen nicht“ (S. 162).

Leider muß ich auch in diesem Punkte wieder KRUKENBERG entgegentreten: eine Verschlechterung des Atemwassers, wie sie sich in einem engen Gefäß sehr bald einstellt, hat unverkennbar neben einer Vergrößerung der einzelnen Pulsationsreihen eine beträchtliche Beschleunigung der Herzschläge zur Folge:

##### Tab. 21a.

*Salpa africana-maxima* (gen. cat.), 13,5 cm lang, bei 18,3° C, eine Stunde nach dem Fange.

##### Tab. 21b.

Dasselbe Tier wie in Tab. 21a, bei 18,4° C, zwei Stunden nach dem Fange.

Tab. 21a.

Abv.			Adv.		
W.-P.			W.-P.		
Zahl	Zeit in Sek.		Zahl	Zeit in Sek.	
21	45	2	29	58	3
25	49	1	34	72	1
31	61	1	34	72	4
29	60	2	40	82	2
37	73	1	35	76	5
32	67	2	44	83	5
35	70	2	37	69	4
29	68	3	36	71	1

Tab. 21b.

Abv.			Adv.		
W.-P.			W.-P.		
Zahl	Zeit in Sek.		Zahl	Zeit in Sek.	
49	95	1	83	163	2
54	103	1	85	165	1
51	102	2	104	200	1
55	102	2	105	205	1
55	100	1	101	198	2
58	105	1	92	177	2
64	118	1	97	185	1
64	118	1	95	179	2
63	115	1	98	186	3
55	99	1	93	172	1

Im frischen Wasser führte das Herz, wie sich aus diesen Tabellen ergibt, je 100 ab- und adviscerale Pulsationen in 212 und 210 Sek. aus, nach einer Stunde, im verschlechterten Wasser dagegen leistet es dieselbe Arbeit schon in 188 und 193 Sek.

Die Leistungsfähigkeit des Herzens steigert sich bei einem anderen Individuum noch weiter:

Tab. 22a.

*Salpa africana-maxima* (genat.), 13 cm lang, bei 18,5° C, zwei Stunden nach dem Fange.

Tab. 22b.

Dasselbe Tier wie in Tab. 21a, bei 19,2° C, 7 1/2 Stunden nach dem Fange.

Tab. 22a.

Abv.			Adv.		
W.-P.			W.-P.		
Zahl	Zeit in Sek.		Zahl	Zeit in Sek.	
25	65	3	50	109	2
25	66	3	56	119	2
29	74	3	54	118	2
27	71	3	56	117	3
27	67	3	56	122	2
27	71	3	56	119	2
24	62	3	57	123	2
24	64	3	57	117	4
56	126	3	72	147	3
25	64	3	64	127	3
57	130	3	69	138	3
54	121	3	82	161	2

Tab. 22b.

Abv.			Adv.		
W.-P.			W.-P.		
Zahl	Zeit in Sek.		Zahl	Zeit in Sek.	
147	249	2	187	307	2
146	247	2	189	306	2
153	258	2	179	293	2
144	243	2	133	223	2
135	228	1	175	286	2
111	196	2	159	258	2
26	65	2	89	151	2
130	219	2	144	240	2
170	276	2	205	330	2
180	293	2	212	339	2

Während dieses Herz nach 2-stündiger Gefangenschaft des Tieres zu je 100 ab- und advisceralen Pulsationen 254 und 212 Sek. nötig hatte, bedarf es  $5\frac{1}{2}$  Stunden später zur gleichen Arbeit nur 171 und 165 Sek. Für *Cyclosalpa* konnte das gleiche Verhalten nachgewiesen werden.

Tab. 23 a.

*Cyclosalpa pinnata* (gen. sol.), 8,5 cm lang, bei 21 ° C, eine Stunde nach dem Fange.

Tab. 23 b.

Dasselbe Tier wie in Tab. 23 a, bei 22 ° C, sieben Stunden nach dem Fange.

Tab. 23 a.

Abv.		W.-P.	Adv.		W.-P.
Zahl	Zeit in Sek.		Zahl	Zeit in Sek.	
33	69	2	31	70	2
36	76	2	31	69	2
33	69	2	31	68	2
41	85	2	34	73	2
41	84	2	36	88	2
40	80	2	34	71	2
39	79	2	35	72	2
39	79	2	36	74	2
41	79	2	38	80	2
43	84	2	41	79	2

Tab. 23 b.

Abv.		W.-P.	Adv.		W.-P.
Zahl	Zeit in Sek.		Zahl	Zeit in Sek.	
86	130	2	94	143	2
86	129	2	101	146	2
88	129	2	102	148	2
89	127	1	102	146	1
89	127	1	102	146	1

Dieses Herz brauchte anfangs 208 und 220 Sek. zu je 100 ab- und advisceralen Pulsationen. 6 Stunden später leistete es die gleiche Arbeit in 148 und 147 Sek.

In keinem der angeführten Fälle war eine Abnahme der Kontraktionsgröße des Herzens zu beobachten. Die Temperatur des Wassers blieb während der einzelnen Beobachtungen so gut wie konstant. Daß die geringen Temperatur-Unterschiede, die zu verzeichnen waren, für die hier festgestellte Steigerung der Pulsfrequenz nicht verantwortlich zu machen sind, geht aus den früher (S. 226 ff.) mitgeteilten Tabellen 1–3 hervor. Jede von ihnen lehrt bei weiterer (analog der im Vorhergehenden ausgeführten) Berechnung, daß ohne jede meßbare Temperaturerhöhung bei schnell zunehmender Verschlechterung des Atemwassers in den letzten 5 oder 6 zusammengesetzten



Perioden die Frequenz des Herzschlages eine merklich größere als in den ersten Perioden ist.

Die nähere Prüfung, ob Sauerstoffmangel oder Anhäufung von Kohlensäure oder anderer Stoffwechselprodukte die gesteigerte Herzthätigkeit hervorruft, hoffe ich später in Angriff nehmen zu können, zugleich mit einer Untersuchung des Temperatur-Einflusses, über den bis jetzt nur spärliche Notizen vorliegen (KNOLL, 20).

#### e) Die Frequenz des Herzschlages bei den verschiedenen Arten.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, daß man zur Feststellung der normalen Schlagfrequenz des Herzens sich an frisch eingefangene Tiere halten muß. KRUKENBERG versuchte auf dem Meere selbst zu beobachten, aber im Boote läßt sich nicht die erforderliche Genauigkeit der Zeitmessungen erzielen. Besser ist es deshalb, die Tiere gleich nach dem Fange im Laboratorium zu untersuchen, nachdem man sie dort noch einmal vorsichtig in frisch mitgebrachtes Wasser umgeschöpft hat.

Die folgenden Angaben sind Mittelwerte und beziehen sich auf annähernd oder vollkommen erwachsene Vertreter dreier Arten, deren beide Generationen im Spätfrühling und Sommer im Hafen von Messina gefangen und bei einer Wassertemperatur von ca. 20° C beobachtet wurden. Für die beiden größeren Arten, *Salpa africana-maxima* (Individuen von 10—13 cm Länge) und *Cyclosalpa pinnata* (Individuen von ca. 8 cm Länge) ergab sich eine Frequenz von 26—30 Schlägen in der Minute. Das Herz der viel kleineren *Salpa democratica-mucronata* dagegen (in ca. 1 cm langen Exemplaren untersucht) führte in der Minute durchschnittlich 107 Pulsationen aus.

Die kurzen Angaben KNOLL's (20) über die Frequenz des Herzschlages bei einigen Salpen sind zwar als Basis seiner Versuche über den Einfluß von Temperatur-Steigerungen brauchbar, können aber nicht als Ausdruck der normalen Schlagzahl dienen, da er zum Teil ganz unreife Tiere vor sich hatte und über Alter und Versuchs-Bedingungen (mit Ausnahme der Temperatur) keine Notizen gemacht wurden.

Zu berücksichtigen ist immer, daß die Bedingungen, die den empfindlichen Herzhrythmus der Salpe beeinflussen können, in ihrer Wirkung auf das frei lebende Tier vor der Gefangen-

schaft sich nicht übersehen lassen. Auf die Nachwirkung solcher unkontrollierbaren Verschiedenheiten der Existenzbedingungen sind wohl die Abweichungen zurückzuführen, die unter gleichen Beobachtungsverhältnissen an gleichzeitig eingefangenen Tieren, *ceteris paribus*, zu Tage traten.

#### f) Die Dauer der Wechselfpause

beträgt am ungeschwächten Herzen der *Salpa democratica-mucronata* kaum 1 Sek., bei den größeren Arten schwankt sie zwischen 1 und 4, ausnahmsweise 5 Sek. (s. die Tabellen). Die den abvisceralen Pulsationsreihen folgenden Wechselfpausen sind in der Regel denen gleich, die auf die advisceralen Reihen folgen. Nur in einem Falle (Tab. 21a) war eine merkliche einseitige Verlängerung der letzteren bemerkbar.

### 2. Die einfache Herzperiode oder Pulsation.

Während bei Wirbeltieren der Ursprung der Herzkontraktionen sich oben in den muskulösen Venen verliert, beginnt bei den Tunicaten, denen kontraktile Gefäßansätze fehlen, die abviscerale sowohl als die adviscerale Welle in einem ganz bestimmten Bezirk des Herzens selbst (s. Taf. X, Fig. 1\*), auf der sogen. Ventralfläche, unmittelbar neben der Uebergangsstelle des Herzens in die Venenwurzeln. Von da greift die Anfangskontraktion nach der Dorsalseite über und pflanzt sich dann in der Längsrichtung des Herzens weiter fort. Ueber den

#### a) Anfang der Pulsation

giebt schon die Blutbewegung in den größeren Gefäßen in der Nachbarschaft des Herzens Aufschluß. Der Weg, den die großen Blutkörperchen nehmen, läßt sich bei der Durchsichtigkeit des Körpers — solange der Strom eine gewisse Geschwindigkeit nicht übersteigt — mit bloßem Auge, auf dem Nucleus mit der Lupe sicher verfolgen.

Die Bewegung des Blutes ist keine kontinuierliche, sie schreitet stoßweise fort. Unmittelbar vor Beginn jeder Pulsation steht der Blutstrom einen Moment still. Eine vorübergehende Sistierung der Herzthätigkeit ist nicht der Grund dieses Stillstandes, denn noch ehe die peristaltische Welle das entgegen-

gesetzte Herzende erreicht hat, setzt schon die folgende Welle ein. Durch die Kontraktion des venösen Herzendes im Beginn der Pulsation wird vielmehr das entsprechende Ostium stark verengt, der Blutstrom staut sich infolgedessen, ja häufig sieht man ihn eine kurze Strecke weit vom Herzen wieder zurückweichen, dann ist die Kontraktion des Herzendes eine besonders kräftige gewesen. Sobald aber die Erschlaffung folgt, wird das Blut angesogen und beim Fortschreiten der peristaltischen Welle mit großer Schnelligkeit in das Herz befördert. Dieser Stillstand oder auch Rückfluß des Blutes am venösen Herzende im Anfang der Systole ist ebensowohl bei *S. africana-maxima* als bei *Cyclosalpa*, bei ab- und bei advisceralen Pulsationen nachzuweisen.

Betrachtet man bei advisceralen Pulsationen das venöse (also hypobranchiale) Herzende von *S. afric.-maxima* (cat.) oder von *Cyclosalpa pinnata* (cat.) unter der Lupe bei durchfallendem Lichte, so sieht man im Beginn der peristaltischen Welle den Anfangsteil der ventralen Herzwand weit hinauf in das Lumen der Venenmündung vorgestreckt werden. Nicht immer während der ganzen Pulsationsreihe und nicht bei allen Tieren ist diese Erscheinung in gleicher Weise ausgeprägt, bei abvisceralen Pulsationen, also am visceralen Venenende des Herzens, wo auch die Beobachtung ungünstiger ist, tritt sie stets weniger deutlich zu Tage. Dieser zipfelförmig in die Blutbahn einspringende Teil des kontrahierten venösen Herzendes sei kurz der Kontraktions-Zipfel genannt (s. Taf. X, Fig. 1 und 3 *kz*).

Dieser Zipfel kann, wie sich an dem durchsichtigeren Herzen von *Cyclosalpa* gut beobachten läßt, während der ganzen advisceralen Pulsationsreihe ununterbrochen sichtbar sein. Aus seiner höchsten Lage in den Venenwurzeln schlägt er beim Fortschreiten der peristaltischen Welle, einen Bogen von ca. 100° beschreibend, in das Herzlumen zurück, um im Beginn der nächsten Systole, dem Blutstrom entgegen, wieder in die Venenwurzeln gehoben zu werden.

Man würde diesen Klappen-ähnlichen Wandabschnitt für einen anatomisch präformierten Herzteil halten, wenn er nicht bei den einen Individuen schon nach jedem Herzschlag, bei anderen erst nach der Umkehr der Blutstromrichtung, regelmäßig vollkommen verschwände. In letzterem Falle biegt sich der Kontraktionszipfel, der mit der letzten advisceralen Welle aus dem Anfangsteil der Venen in das Herzlumen umschlägt, im Beginn

der Wechsellause in die Venenmündung zurück, verharrt in dieser Stellung (s. Taf. X, Fig. 1, vgl. auch Fig. 3), bis die erste abviscerale Welle vom entgegengesetzten Herzende sich nähert und verstreicht dann spurlos. Bei *Salpa afric.-maxima* (cat.) findet nach dem letzten advisceralen Schlag eine ganz analoge Kontraktion des bis dahin venösen Herzendes statt.

Diese Kontraktion und das eben genannte Umbiegen des Kontraktionszipfels in die Venen ist der letzte vergebliche Versuch des Herzendes, noch einen Schlag zustande zu bringen.

Man sieht überhaupt oft (besonders bei *Cyclosalpa pinnata*) am Ende der Pulsationsreihen die Herzschräge erschwert werden: die Anfangskontraktion am äußersten Herzende — im Verhältnis zur mittleren Geschwindigkeit, mit der die Welle über das Herz geht, an sich schon in allen Pulsationen träge — wird stark verlangsamt und ist schließlich dem unsichtbaren Widerstande, der sich ihr entgegenstellt, nicht mehr gewachsen (vergl. VAN HASSELT, 17, S. 79).

In den oben genannten Fällen, in denen der Kontraktionszipfel während der ganzen advisceralen Reihen ununterbrochen sichtbar ist, sind wir zu der Annahme gezwungen, daß an diesem venösen Herzende die Erschlaffung nur eine unvollständige ist. Der Grund hierfür kann in einer derartigen Verlangsamung des Anfanges der peristaltischen Welle liegen, daß eine neue Kontraktion schon einsetzt, noch ehe die Erschlaffung beendet ist.

Der eingekrümmten Gestalt des weiten Herzschräges entsprechend hat

#### b) die fortschreitende peristaltische Welle

auf der konvexen Rückenseite des Herzens (s. S. 224) einen längeren Weg als auf der eingezogenen Bauchseite zu durchlaufen. Dazu kommt, daß dorsal das Herz von dem auch seinerseits fixierten Pericard festgehalten wird.

In halb durch-, halb auffallendem Lichte erscheint die Kontraktionswelle des Salpenherzens als eine weißliche Figur, die über das sonst durchsichtige oder doch nur schwach getrübe Herz hingleitet (s. Taf. X, Fig. 2 und 4). Sie hat ältere Autoren zu Irrtümern verleitet, so beschreibt sie VAN HASSELT (17, S. 80) als eine spiralig fortschreitende Bewegung, COSTA hielt sie sogar für eine bewegliche Spiralklappe des Herzens.



Während die Kontraktionswelle auf der Bauchseite des Herzens scharf einschneidet, zerteilt sie sich breit auf der Rücken-  
 seite. Die halbmondförmige Figur, die je nach der Richtung, in  
 der man beobachtet, mehr oder weniger deutlich hervortritt, be-  
 zeichnet die Stelle, wo das Myocard in das Pericard sich um-  
 schlägt. Die zwischen diesem dorsalen Teile der Kontraktions-  
 zone und der ventralen Furche wie eine Scheidewand quer durch  
 die Herzhöhle sich ausspannende trübe Lamelle wird von den  
 tief eingeschnürten, eng aneinander gepreßten Teilen der Herz-  
 wand gebildet. Die Kontraktionsfigur auf der fixierten Dorsal-  
 seite des Herzens giebt einen besseren Anhaltspunkt zur Ver-  
 folgung des Kontraktionsverlaufs als die langsamer fortschreitende  
 tiefe Einschnürung in der unruhig auf- und niederwogenden  
 Bauchfläche des Herzens.

Schon eine Beobachtung ohne weitere Hilfsmittel lehrt, daß  
 die Kontraktionswelle auch an frisch eingefangenen, lebens-  
 kräftigen Tieren nicht immer gleichmäßig fortschreitet.  
 Ungefähr in der Mitte des Herzens, bald auch mehr nach dem  
 arteriellen Herzende zu, verlangsamt sie sich merklich, zögert  
 einen Moment und läuft dann mit der alten Anfangsgeschwindig-  
 keit schnell ab.

Auch diese Erscheinung zeigt alle individuellen Abstufungen,  
 bald ist sie auf den ersten Blick zu sehen (so besonders bei  
 Tieren, die in längerer Gefangenschaft gehalten wurden), bald  
 ist sie nur schwach angedeutet. Bei mehreren Individuen fiel  
 auf, daß die peristaltische Welle im ersten Abschnitt ihrer Bahn  
 glatt, im zweiten Abschnitt dagegen holperig fortschritt.

Um das ruhende Herz von *Cyclosalpa pinnata* läuft das  
 weite Pericard bei der Durchsichtigkeit seines Herzansatzes  
 scheinbar allseitig frei herum. Naht aber die Kontraktionswelle,  
 dann nähert sich ihm die Herzwand bis zum Verschwinden der  
 beiderseitigen Konturen (s. Taf. X, Fig. 2 und 4). Das Pericard  
 von *S. afric.-maxima* stellt keinen so geräumigen Beutel dar,  
 wie das der vorher genannten Art, Herz- und Pericard-Kontur  
 sind auf der Dorsalseite auch des ruhenden Herzens oft nicht zu  
 unterscheiden.

Meist sieht man vor Ablauf der einen Welle am Arterien-  
 ende den Anfang einer neuen Welle am Venenende des Herzens.  
 Die Zahl der gleichzeitig über das Herz fort-  
 schreitenden Wellen ist abhängig von der Fortpflanzungs-  
 Geschwindigkeit der Wellen und von der Schnelligkeit, mit der

sie sich folgen, also von der Frequenz der Pulsationen, die wir früher besprochen hatten. Bei den beiden größeren Arten sah ich stets nur 2 Wellen gleichzeitig über das Herz gehen, bei der kleinen *S. democratica-mucronata* konnte C. Vogt (37, S. 32) bis zu 7 sich hintereinander reihende Einschnürungen des Herzens fortschreiten sehen.

Die Dauer der Einzelpulsation oder die Geschwindigkeit des Leitungsvermögens der Herzmuskelfasern für den Kontraktionsreiz versuchte ich, bei der Unmöglichkeit einer Selbstregistrierung des Herzens auf der beruhten Trommel, mit Hilfe einer Zählung von Metronom-Schlägen während der Beobachtung, und Messung der durchlaufenen Strecke sicher zu bestimmen. Allein bei der Kleinheit der Zeiträume, die um den Wert von 1 Sekunde schwanken, ist es mir nicht gelungen, Verschiedenheiten der Geschwindigkeit, die sich dem bloßen Auge wohl zu erkennen gaben, zahlenmäßig festzuhalten.

Während am Venenende des Herzens eine einheitliche Pulsation stattfindet, derart, daß maximale Kontraktionen und vollständige oder unvollständige Erschlaffungen regelmäßig miteinander abwechseln, sind

#### c) am jeweiligen Arterienende des Herzens

häufig, zuweilen regelmäßig, gemischte Kontraktions-Erscheinungen zu beobachten, die — wie sich zeigen wird — mit dem Zustandekommen des Stromrichtungs-Wechsels im Tunicatenkörper in Zusammenhang stehen.

Wir wollen das hypobranchiale Herzende eines Kettentieres von *Cyclosalpa pinnata* nach Ablauf einer advisceralen Pulsationsreihe ins Auge fassen. Es steht geöffnet still, den Kontraktionszipfel in die bisherige Venenmündung vorgestreckt, die Wechsellpause ist eingetreten. Jetzt nähert sich vom entgegengesetzten Herzende her die erste abviscerale Welle, der Kontraktionszipfel verschwindet, das Herzende tritt für einen Moment in vollkommene Diastole. Die jetzt folgenden Vorgänge laufen äußerst schnell ab und sind auf einen engen Raum zusammengedrängt, erfordern deshalb gespannte Aufmerksamkeit des Beobachters. Unmittelbar vor dem Eintreffen des maximal kontrahierten Teiles der ersten advisceralen Welle sieht man das hypobranchiale Herzende aktiv sich kräftig zusammenziehen. Die dadurch erzeugte Einschnürung der ventralen Herzwand verschwindet entweder ebenso schnell, wie sie auftrat, zugleich mit der an-

kommenden abvisceralen Kontraktionswelle, oder sie schreitet der letzteren bald eine minimale, bald eine deutlich meßbare Strecke weit entgegen. Diese kurz vorübergehende Kontraktion des jeweilig arteriellen Herzendes um die Zeit des Eintreffens der hier endenden peristaltischen Welle sei die antiperistaltische Zuckung genannt.

Genau analog dem Hypobranchial-Ende verhält sich nach Umkehr des Blutstroms das viscerale Ende des Herzens. Hier tritt unmittelbar vor der Ankunft einer advisceralen Welle eine kiemenwärts gerichtete aktive Kontraktion auf.

Die antiperistaltische Zuckung erscheint bei vielen Individuen dem ungeübten Auge als ein bloßer Lichteffect, den die ablaufende peristaltische Welle hervorruft, oder auch als das Ende dieser Welle selbst. Da es nicht ausgemacht ist, daß andere Beobachter diesem Irrtum, in den ich selbst anfangs verfiel, entgehen, sei noch folgendes hervorgehoben: Eine optische Täuschung könnte dadurch hervorgerufen werden, daß der dorsale Teil der Kontraktionswelle einen längeren Weg als der ventrale zu durchlaufen hat; die ventrale Einschnürung der Herzwand langt etwas früher als der dorsale Teil der Kontraktionszone am Herzende an und könnte so eine Kontraktion des Herzendes vor Ankunft der peristaltischen Welle vortäuschen. Diesen naheliegenden Einwand machen Beobachtungen am langsamer schlagenden Herzen hinfällig. Bei Betrachtung lediglich der Bauchfläche des Herzens sieht man häufig zwischen der peristaltischen und der ihr entgegeneilenden antiperistaltischen Einschnürung eine Zone ruhender Herzwand liegen.

Die antiperistaltische Zuckung variiert im einzelnen sehr. Bei den einen Individuen tritt sie immer nur vor den ersten Pulsationen einer Reihe auf, nach einigen Schlägen ist dann statt der Zuckung nur noch ein momentanes Flimmern der Muskelfasern zu sehen, das schließlich ebenfalls verschwindet. Bei anderen gleichzeitig eingefangenen Individuen ist dagegen die antiperistaltische Zuckung während der ganzen Pulsationsreihe, bei anderen wieder in wechselnden Intervallen zu beobachten. Mehrfach trat regelmäßig während der antiperistaltischen Zuckung der oben genannte Kontraktionszipfel auf, der sonst nur am jeweilig venösen Herzende gesehen wird; er sprang im Moment jeder Zuckung beträchtlich in das Herzlumen vor und verschwand dann vollkommen.

Lehrreich sind jene Fälle, in denen eine peristaltische Welle



sich verspätet. Dann verstärkt sich die antiperistaltische Zuckung zu einer kräftigen Welle, die bis zur Herzmitte fortschreiten kann, um hier mit der ihr entgegenkommenden Welle zusammenzuprallen.

Unter Umständen können antiperistaltische Erscheinungen die sonst so scharf durch die Wechselfpause markierte Umkehr der Kontraktionsrichtung des Herzens ganz verwischen. So zeigte ein erwachsenes Solitärtier von *Cyclosalpa pinnata* (nach 9-stündiger Gefangenschaft) gegen Ende jeder Pulsationsreihe ein langsam immer stärker werdendes Hervortreten der antiperistaltischen Zuckung am jeweilig arteriellen visceralen sowohl als hypobranchialen Herzende. Die Zuckungen, die mit Unterbrechungen schon während der ganzen Pulsationsreihe sichtbar waren, verstärken sich jetzt zu anfangs kurzen antiperistaltischen Wellen, die allmählich bis zur Herzmitte vordringen, um dort mit der noch immer thätigen Peristaltik zusammenzutreffen. In dem Maße nun, als die Antiperistaltik weiter über die Herzmitte hinaus fortschreitet, verkürzen sich die peristaltischen Wellen, und so gelangt schließlich die erstere zur Alleinherrschaft; ohne daß eine Wechselfpause eingetreten wäre, ist das bisher venöse Herzende allmählich arteriell geworden.

Es schien mir wünschenswert, die im Vorhergehenden nur an *Cyclosalpa* festgestellten antiperistaltischen Erscheinungen für *Salpa africana-maxima* zu bestätigen. Die Beobachtung ist hier weniger günstig, da das Herz dieser Art durch das Blut stärker getrübt wird als das von *Cyclosalpa*. Durch Drehen des Standglases, in dem die Tiere mit Glasstäben wie in einem engen Käfig, ohne irgend einem Druck ausgesetzt zu sein, in bestimmter Stellung gehalten werden, durch geeignete Abblendung des Lichtes und Wahl einer ca. 6mal vergrößernden Lupe mit genügendem Abstand muß man sich ein vollkommen übersichtliches Bild des hypobranchialen Herzendes verschaffen; das viscerele liegt dem störenden Nucleus zu nahe an.

Stellt man in der angegebenen Weise während einer abvisceralen Pulsationsreihe das arterielle Herzende eines erwachsenen Kettentieres von *S. afric.-maxima* ein, so erkennt man auch hier bei Ankunft einer abvisceralen Welle die antiperistaltische Zuckung wieder. In der Mitte der Pulsationsreihe erscheint die Zuckung als kurzes Flimmern der Muskelfasern, das leicht mit dem Ende der ablaufenden peristaltischen Welle verwechselt werden kann. Aber die Kontraktion des arteriellen



Herzendes tritt auch auf, wenn die für gewöhnlich hier ablaufende Welle das Herzende überhaupt nicht erreicht, wenn sie — wie das am Anfang jeder abvisceralen Pulsation geschah — unter Bildung einer tiefen Falte in einiger Entfernung vom Herzende erlahmte. Dann ist am arteriellen Herzende statt eines kurzen Flimmerns eine deutliche Kontraktion wahrzunehmen, die kurze Zeit anhält, um dann gleichzeitig mit der stecken gebliebenen abvisceralen Kontraktionswelle zu verschwinden. Gegen Ende der Pulsationsreihe tritt die antiperistaltische Natur der sonst schwachen Kontraktion des arteriellen Herzendes besonders klar zu Tage. Das Flimmern der Muskelfasern verstärkt sich, greift weiter nach der Herzmitte über; von den entgegenkommenden Wellen erreicht dann nur noch jede zweite das Ende des Herzens, die dazwischen liegende Welle wird von der antiperistaltischen Zuckung geradezu zurückgeworfen. Diese Erscheinung kündigte regelmäßig eine Umkehr des Blutstromes an.

Die Umkehr der Kontraktionsrichtung (Taf. X, Fig. 1 und 3) des Salpenherzens geschieht derart, daß die letzte der abvisceralen Wellen, die nicht zurückgeworfen wurde, statt abzulaufen, im Moment der antiperistaltischen Zuckung als Dauerkontraktion, in Gestalt einer Einschnürung der ventralen Herzwand vor dem bis jetzt arteriellen Herzende Halt macht (Fig. 3, vgl. Fig. 1). Die von diesem Herzende selbst ausgehende antiperistaltische Kontraktion hält gleichfalls während der Wechsepause an (*ap.d*). Dieser Krampf wird erst am Ende der Wechsepause dadurch gelöst, daß die antiperistaltische Dauerkontraktion sich plötzlich verstärkt und als erste Welle der neuen (jetzt advisceralen) Pulsationsreihe über das Herz geht, ohne daß vorher ein Verstreichen der abvisceralen Dauerfalte (*abv.w*) festzustellen ist. Es ist nicht sicher zu entscheiden, ob dieser Teil der Herzwand erst nach oder schon kurz vor dem Passieren der ersten advisceralen Welle erschlafft.

Es wurde schon oben angedeutet, daß die antiperistaltische Zuckung keineswegs an allen Individuen zu sehen ist. Auch da, wo sie fehlt, hält am bisherigen arteriellen Herzende die letzte ablaufende Welle der Pulsationsreihe als Dauerkontraktion an, auch sie verschwindet erst mit dem Einsetzen der ersten Welle der neuen Pulsationsreihe.

Während zur Zeit der Wechsepause solche Dauerkontraktionen auftreten, tritt während der übrigen Pulsationen, wenn die peristaltische Welle (und event. auch eine antiperistaltische Zuckung)



Erschlaffung des arteriellen Herzendes nach Ablauf der peristaltischen Welle hat bei den meist stark verlangsamt sich folgenden Anfangspulsationen jeder Reihe einen kurzen Rückfluß des Blutes zum Herzen zur Folge. Nach Wiederherstellung der schnelleren Pulsfolge aber übt diese Erschlaffung keine oder doch nur eine schwache Saugwirkung aus, weil in den sich erweiternden Herzabschnitt sogleich von hinten her das Blut sich ergießt, das die nächstfolgende peristaltische Welle vor sich hertreibt. Immerhin verursacht die rhythmische Erschlaffung des arteriellen Herzendes einen kurzen Stillstand des Blutstromes nach jeder Austreibung. Das gilt für die ab- und für die ad-vascularen Schläge.

Mit Ausnahme der gleich zu schildernden Fälle folgt der peristaltischen Welle, wie wir sehen, noch ehe sie abgelaufen ist, eine neue;

#### d) P a u s e n ,

während deren die gesamte Herzthätigkeit vorübergehend ruht, treten innerhalb einer Pulsationsreihe bei *Salpa africana-maxima* nur unmittelbar nach einer Wechselpause auf: am Anfang sowohl der ab- als der advascularen Reihe fällt das Herz oft ganz regelmäßig (besonders wenn die Tiere lange gefangen gehalten wurden) nach jeder Pulsation in vollkommenen Stillstand, der bei den einen Individuen kurz vorübergeht, bei anderen um ein Mehrfaches länger als die vorhergehende Wechselpause anhalten kann.

Nach jeder der ersten 6—8 Pulsationen einer Reihe tritt dieser Herzstillstand oft ohne weiteres zu Tage, aber er wird sichtlich immer kürzer, und allmählich stellt sich die schnellere Schlagfolge wieder her, die dann bis zum Eintritt der Wechselpause eingehalten wird. Veränderungen des Rhythmus sind jedenfalls ohne feinere zeitmessende Versuche bei *Salpa africana-maxima* nicht nachweisbar.

Bei *Cyclosalpa pinnata*, die ebenfalls häufig die beschriebenen Pausen am Anfang einer Pulsationsreihe zeigt, ist auch vor der Wechselpause der Rhythmus des Herzschlages ein anderer als in der Mitte der Reihe. Die letzten Pulsationen sind verlangsamt, und eine Pause sucht sich zwischen sie einzuschalten. Das letztere spricht sich darin aus, daß das Herz noch vor Ablauf der Kontraktionswelle in den bereits wieder

erschlaften Teilen jene Einschnürungen erhält, die für das stillstehende Herz charakteristisch sind (s. unten). Treten diese Falten, wenn auch nur für einen Moment auf (die nächste Welle beseitigt sie wieder), so ist man sicher, daß eine Wechseelpause unmittelbar bevorsteht.

Zuweilen pausiert aber gegen Ende und noch innerhalb der Reihe die Herzthätigkeit vorübergehend: die Wechseelpause scheint eingetreten zu sein, es folgen aber zunächst noch eine, oder auch mehrere, durch Pausen getrennte Pulsationen in der alten Richtung, und dann erst setzt die Wechseelpause ein.

Das stillstehende Herz der untersuchten Salpen zeigt regelmäßig an seiner Ventralfläche eine oder mehrere Einkerbungen<sup>1)</sup>, zwischen denen sich die Herzwand bauchig vorwölbt (s. Taf. IX, Fig. 1, 2 und 7, und Taf. X, Fig. 1 und 3). Man darf diese Ruhefalten nicht lediglich auf ein passives Einsinken der elastischen Herzwand zurückführen. Die Thatsache, daß ganz die gleichen Falten sich immer da ausbilden, wo infolge von Störungen die Kontraktionswelle stehen bleibt, daß ferner bei längerem Sistieren der Herzthätigkeit diese scheinbar fixen Kerben langsam fortwandern können, diese Thatsachen sprechen wohl dafür, daß die Herzfalten aktiven, mittelstarken, lokalen Dauerkontraktionen der Muskeln ihre Entstehung verdanken.

## B. Absterbe-Erscheinungen.

Wenn wir später den Einfluß gewisser Gifte zu prüfen haben, die schnell zum Tode führen, ist die Kenntnis der unter gewöhnlichen Verhältnissen an gefangenen Tieren zu beobachtenden Absterbeerscheinungen des Herzens notwendig, um von diesen letzteren die spezifischen Giftwirkungen unterscheiden zu können.

Eine der häufigsten Absterbeerscheinungen des Herzens besteht darin, daß die Koordination der Bewegungen aufge-

---

1) Aeltere Autoren (ESCHRICHT, 12, S. 322; SARS, 34, S. 66) hielten diese Einkerbungen für den Ausdruck einer echten Kammerung des Salpenherzens. Trotzdem schon HUXLEY (18, S. 591) auf diesen Irrtum hingewiesen hatte, spukt diese „Gliederung in hinter einander liegende Abteilungen“ noch bis in die neueste Litteratur hinein: KNOLL (20, S. 10), KRUKENBERG (21, S. 167), M. EDWARDS (29, S. 93).



hoben wird. Beispiel: Auf eine bestimmte Zahl normaler abvisceraler Pulsationen, die der vorherrschenden Schlagzahl entsprechend das Ende der Reihe hätte bezeichnen sollen, folgten bei einer *Cyclosalpa* unerwartet noch 40 weitere Pulsationen, durch Pausen getrennt, während deren das Herz die charakteristischen Ruhefalten zeigte. Dann setzte plötzlich, ohne daß die Peristaltik ruhte, die Antiperistaltik ein: von jedem Herzende gingen dann Wellen aus, die beide meist in der Mitte des Herzens aufeinander trafen und dort erloschen. Von diesen Pulsationen bleiben schließlich nur die der einen Reihe erhalten, sie gelangen bald kaum bis zur Mitte des Herzens und werden immer schwächer. Unter der Lupe sieht man über die ventrale Herzwand langsame, unregelmäßige Bewegungen schleichen, so schwach, daß es unmöglich ist, anzugeben, woher sie kommen und wo sie enden. Umgefahr  $\frac{1}{4}$  Stunde nach dem Auftreten der ersten Unregelmäßigkeit steht das Herz dauernd still.

Bei anderen absterbenden Kettentieren von *Cyclosalpa pinnata* sind an jedem Herzende gleichzeitig schwache Dauerkontraktionen wahrzunehmen, deren jede sich nach einiger Zeit zu einer fortschreitenden Kontraktionswelle vertieft. Gehen die beiden Wellen gleichzeitig ab, dann treffen sie ungefähr in der Mitte des Herzens zusammen, und während die Ruhefalte, in der sie enden, die Herzmitte in schwacher Kontraktion hält, treten schon an den beiden Herzenden die verlängerten Anfangskontraktionen neuer Wellen auf. Geht die eine Welle früher als die andere ab, so endet sie meist, bald verstreichend, in der Mitte des Herzens.

Die genannten Störungen der Koordination treten bei anderen Individuen nur einseitig auf: nach einer ganz bestimmten Anzahl kompletter abvisceraler Pulsationen greifen anfangs schwach, später immer stärker werdend, antiperistaltische Wellen störend in die Peristaltik ein. Während so die abviscerale Peristaltik allmählig verdrängt wird, ohne daß eine Wechsepause eingetreten wäre, folgt eine typische Wechsepause auf das Ende der abvisceralen Reihe. Mit auffallender Regelmäßigkeit kann so das sterbende Herz ungefähr eine Stunde lang schlagen, um dann nach einigen Minuten absoluter Unordnung dauernd still zu stehen.

Ebenfalls eine einseitige Veränderung des Herzschlages ist kurz vor dem Tode in Bezug auf die Länge der Pulsationsreihen zu vermerken, die Vernachlässigung solcher Fälle hat, wie sich zeigen wird, zu Irrtümern bei der Deutung von Giftwirkungen geführt:

Mit einer abnorm verlängerten Pulsationsreihe endete das Herz eines Solitär-tieres von *Cyclosalpa pinnata*. Gleichzeitig ununterbrochen ablaufende peristaltische und antiperistaltische Wellen waren die ersten Vorboten des Todes. Bald erloschen die advisceralen Wellen ganz, und nun folgten ohne Unterbrechung 2415 vollkommen regelmäßige abviscerale Wellen, 38—44 in der Minute. Eine stärkere Hemmung, die am lebenskräftigen Tiere nicht hervortrat, erlitt jede Welle in der Mitte ihres Weges. Mit den letzten 150 Schlägen trat Ermüdung ein, es zeigten sich nach jedem Schlage für einen Moment die bekannten Ruhefalten, die letzten 40 Pulse waren im Gegensatz zu allen vorhergehenden keine maximalen Kontraktionen mehr. Vergeblich suchten von Zeit zu Zeit während der langen abvisceralen Reihe antiperistaltische Wellen vom Hypobranchialende des Herzens her durchzubrechen. Erst als die lange Reihe zu Ende ging, drangen adviscerale Wellen bis zur Herzmitte vor, aber schon nach ca. 70 Schlägen erloschen sie. Die letzten langsamen und schwachen Schläge waren wieder kiemenwärts gerichtet, dann blieb das Herz stehen.

Ein zweiter Fall, an einem im Mutterleib absterbenden 9 mm langen Embryo von *Cyclosalpa* beobachtet, sei hier mitgeteilt, weil er — ohne daß das Tier einem operativen Eingriff ausgesetzt gewesen wäre — das Resultat von Experimenten bestätigt, bei denen ein solcher Eingriff mit seinen ersten direkten Reizwirkungen nicht zu umgehen ist. Das Interessante dieses Falles ist, daß die vielen 100 Schläge, die sich ununterbrochen gleich gerichtet (abvisceral) folgen, eine unverkennbare Periodicität aufweisen, einen Wechsel von langsamer und von schneller sich folgenden Pulsen. Wir kommen auf diese Erscheinungen in der allgemeinen Frage über das Zustandekommen des Stromrichtungs-Wechsels im Tunicatenkörper eingehend zurück.

Nach Stillstand des Herzens dauern die Atembewegungen des Tieres noch eine Zeitlang fort<sup>1)</sup>. Der Anteil der Körpermuskulatur an der Cirkulation war da deutlich zu erkennen. Mit jeder Kontraktion wurde das Blut in den benachbarten Gefäßen energisch fortgetrieben, bei der Erschlaffung der Muskeln floß es größtenteils auf demselben Wege zurück. Bis in die Nähe des

---

1) KNOLL (20, S. 13) fand, daß bei Tod infolge Temperatursteigerung umgekehrt das Herz die Thätigkeit der Muskelreifen überdauerte.

Herzens war in den großen Gefäßen ein den Muskelbewegungen entsprechendes schwaches Steigen und Sinken des Blutes zu bemerken.

Wir müssen jetzt zu gewissen

### C. Giftwirkungen,

die KRUKENBERG beschrieben hat, Stellung nehmen. Denn einmal sind die Resultate dieser Versuche mit der später zu erörternden Frage über den Anteil nervöser Centralorgane am Herzschlag der Salpen in Zusammenhang gebracht worden, andererseits sollen hier einige jener Fälle vorliegen, in denen die Anzahl der gleichgerichteten Schläge in sicherer Weise vergrößert oder verkleinert werden kann. Um so bemerkenswerter sind diese Angaben, als die Vergiftungen mit Helleborein und Nicotin nur die advisceralen Pulsationsreihen, also nur das hypobranchiale Herzende beeinflussen sollen. Die hier zu Tage tretende physiologische Ungleichheit der beiden Herzen resp. der hier lokalisierten normalen Reizherde wäre natürlich in der Frage nach dem Zustandekommen des periodischen Richtungswechsels der Herzkontraktionen nicht gleichgiltig. Endlich hat auch LAHILLE die Nicotinwirkung auf das Salpenherz in der Frage nach den Ursachen des periodischen Stromrichtungswechsels verwertet.

Was den ersten Punkt, den Anteil von Nervenelementen an der Herzthätigkeit betrifft, so kommt KRUKENBERG (21, S. 175) zu folgendem Endergebnis: „Die Folgen der Helleborein- und Nicotinvergiftung . . . scheinen mir darauf hinzuweisen, daß die Umkehr der Pulsationen auf reflektorischem Wege erfolgt und durch Ganglien vermittelt wird.“ Den Beweis für diese Auffassung bleibt KRUKENBERG schuldig; es könnte sich nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse auch nur um einen entfernten Analogie-Beweis handeln, der sich auf ähnliche lückenhafte Beobachtungen aus anderen Tiergruppen stützt. Die reflektorischen Ganglien, die KRUKENBERG annimmt, sind, wie er ausdrücklich betont (S. 166) im Salpenherzen selbst gelegen. Und doch sagt er S. 169 über diesen Punkt: „So sehr ich mich bemühte, auf toxikologischem Wege Ganglien im Salpenherzen . . . nachzuweisen, so blieben doch alle meine Versuche erfolglos.“ Der Autor schwankt also in seinen Schlußfolgerungen unsicher hin und her, und leider muß hinzugefügt werden, daß auch die thatsächliche Grundlage, auf der er fußt, haltlos ist.

KRUKENBERG hat „Stoffe aufgefunden, durch welche die Zahl der Pulsschläge nach ein und derselben Richtung einerseits vermehrt und andererseits verkleinert werden kann. Ersteres gelingt durch Helleborein, letzteres durch Nicotin.“ Das

### a) Nicotin

soll die Zahl der advisceralen Pulse vermindern.

Ueber den Herzschlag der Tiere vor der Vergiftung, der bei der anerkannten Veränderlichkeit der Pulsationsreihen zur Beurteilung der Giftwirkung notwendig ist, über die Konzentration des Giftes und über die Dauer seiner Einwirkung fehlt jegliche Angabe. Dieser Mangel machte eine Nachuntersuchung notwendig.

Aus einer frisch bereiteten wässrigen Nicotinklösung von 1 Proz. wurde je nach der erwünschten Konzentration eine verschieden abgestufte Mischung mit Seewasser hergestellt und dieses Wasser vorsichtig dem Glase mit bekanntem Kubikinhalte zugefüllt, in dem die Tiere vorher beobachtet worden waren. Das zugegossene Gift wurde schon durch die energischen Atembewegungen des Tieres in wenigen Sekunden gleichmäßig verteilt. In dem ersten Falle wurde auf diese Weise das Tier in eine Giftlösung von 1:10000 versetzt.

Tab. 24.

*Salpa africana-maxima* (gen. cat.), 10 cm lang, bei 25 ° C (Nicotinwirkung I).

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
21	32	25	38
22	31	24	41
23	35	26	38
22	33	24	38
23	34	24	35
23	37	25	36
22	34	24	36
23	36	27	38
25	38	26	37
24	35	25	38

umverteilt.



Abv.		Adv.		
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.	
22	30	20	30	in Nicotinlösung 1:10000.
23	33	23	35	
* 22	32	12	29	
?	?	9	63	
2	12	6	?	
3	9	10	37	
1	80	5	11	

Das erste Anzeichen der Vergiftung trat  $2\frac{1}{2}$  Min. nach Zusatz der Lösung auf, als Unregelmäßigkeit in der abvisceralen Pulsationsfolge (bei \*): es schalteten sich antiperistaltische Wellen in die dadurch beeinträchtigte Peristaltik ein. Dann folgt eine starke Verkürzung beider Pulsationsreihen; immer länger werdende, unregelmäßige Pausen trennen die einzelnen Herzschläge und nach ca.  $\frac{1}{2}$  Stunde bleibt das Herz endgiltig stehen. Die Körperreifen und Öffnungs-Sphinkteren kontrahieren sich noch längere Zeit und kräftig weiter. Die Verlangsamung des Herzschlages in diesen und den folgenden Beobachtungen werden nicht durch einen langsameren Ablauf der Kontraktion, sondern durch eine Vergrößerung der Pausen verursacht. Die Einzelkontraktion ist fast bis zum Tode des Herzens maximal.

Die folgende Tabelle zeigt den Verlauf der Vergiftung bei einer Konzentration von 1:25000:

Tab. 25 s. S. 256.

Erst 5 Min. nach Zusatz des Nicotins treten jetzt die vorher genannten Erscheinungen auf, die Einzelheiten ergeben sich selbst aus den Tabellen. Nach  $1\frac{1}{2}$  Stunden stand das Herz dauernd still, wie das vorhergehende ventral von einigen Ruhefalten eingeschnürt.

Es könnte den vorhergehenden Beobachtungen entgegen gehalten werden, daß sie die spezifische Giftwirkung von den sekundär zugesellenden allgemeinen Absterbeerscheinungen nicht genügend trennen, daß der schnell eintretende Tod des Herzens eine Entfaltung typischer Vergiftungs-Symptome nicht zuließe. Um deshalb den Herztod weiter hinauszuschieben und zugleich eine möglichst große Zahl von Pulsationsreihen beobachten zu können, wurde die Wirkung einer Nicotinlösung von 1:100000 geprüft:

Tab. 26 s. S. 257.

Tab. 25.

*Salpa africana-maxima* (gen. cat.), 11 cm lang, bei 24° C  
(Nicotinwirkung II).

Abv.		Adv.		
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.	
55	70	59	79	unversehrt
63	79	66	87	
67	84	66	83	
68	86	70	89	
74	88	84	104	
75	91	84	103	
51	60	45	59	in Nicotininlösung 1 : 25 000
61	71	45	65	
*58	67	15	25	
18	25	10	36	
10	14	6	10	
7	10	6	10	
15	28	9	13	
7	15	5	9	
12	24	10	18	
4	9	11	24	
6	14	6	14	
6	16	12	29	
4	11	4	12	
3	9	5	13	
4	13	3	9	
2	6	7	18	
4 <sup>1)</sup>	16	13	26	
19	32	14	32	
5	13	4	15	
3	8	5	14	
3	8	3	8	
2	6	2	9	
2	5	3	11	

1) Zwischen die ab- und advisceralen Pulse dieser Periode ist eine Pause von  $2\frac{3}{4}$  Minuten eingeschaltet.

Tab. 26.

*Salpa africana-maxima* (gen. cat.), 10 cm lang, bei 25° C (Nicotinwirkung III).

Abv.		Adv.		
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.	
7	13	9	13	unversehrt
7	14	8	15	
7	12	9	15	
7	13	9	15	
7	14	9	16	
8	14	10	18	
7	12	9	16	
8	14	9	16	
7	13	9	15	
7	12	9	17	
7	13	9	17	
9	15	12	20	in Nicotinlösung 1:100 000
10	18	13	22	
10	18	14	22	
10	17	12	18	
9	18	11	16	
10	18	13	23	
9	15	12	20	
10	17	13	21	
10	17	12	20	
9	15	12	20	

Es folgten nun je 31 ab- und adviscerale Pulsationsreihen, deren zeitlicher Verlauf im einzelnen genau registriert wurde und sich in jeder Beziehung als völlig übereinstimmend mit den Pulsationen des unversehrten Tieres erwiesen hat, so daß er hier nicht wiedergegeben zu werden braucht. Dann wurden 30 ccm der Lösung von 1:25 000 zugesetzt, so daß die Konzentration von 0,001 auf 0,00132 stieg. Es ist wohl anzunehmen, daß die bald darauf zu beobachtende Giftwirkung auch ohne diesen Zusatz eingetreten wäre. Die folgende Tabelle der Herzthätigkeit vom Moment des Zusatzes an wird hier ungekürzt wiedergegeben, denn nur so beweist sie, das in der That in keinem Stadium der Vergiftung jene Erscheinungen eintreten, die KRUKENBERG festgestellt zu haben glaubt:

## Fortsetzung der Tab. 26.

Abv.		Adv.		Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
10	17	12	20	4	10	5	10
†) 9	15	12	20	4	8	4	7
9	15	12	20	2	10	5	7
10	15	13	23	2	12	6	9
10	15	13	21	2	9	4	10
10	19	13	17	2	8	4	7
* 6	23	11	?	2	8	5	10
6	10	9	17	2	10	4	8
5	11	8	12	2	6	3	6
6	10	9	16	2	7	2	8
5	12	7	10	1	5	4	10
6	10	6	10	2	7	5	13
4	10	7	11	2	8	4	7
4	10	7	11	1	9	5	11
5	13	6	10	2	8	4	9
4	10	5	8	1	5	4	8
3	10	4	7	2	5	4	8
3	7	6	10	1	6	4	6
2	8	5	9	2	8	4	7
3	8	4	8	2	8	3	5
4	9	5	9	2	7	12	80
3	7	4	7	7	22	7	17
2	8	5	8	2	13	6	13
4	7	4	8	3	10	4	10
3	7	4	6	1	13	5	6
2	9	4	7	2	11	3	9
2	9	4	7	2	6	4	9
1	7	4	5	2	8	4	5
2	7	4	6	2	8	3	5
1	3	13	21	2	6	5	7
7	16	6	8	1	13	4	5
6	5	8	12	1	7	3	6
5	12	5	8	1	8	3	6
				3	6	5	27

†) Jetzt wurden 30 cem der Lösung 1 : 25 000 zugegossen.



Dem Nicotin entgegengesetzt wirkt nach KRUKENBERG das

### b) Helleborein.

Dieses Gift soll die abvisceralen Pulsationsreihen vermehren.

Die Angaben KRUKENBERG's über die Helleboreinwirkung sind zwar in einigen Punkten genauer als die über den Einfluß des Nicotins, aber weder für die Existenz reflektorischer, die Umkehr der Pulsationen beherrschender Ganglien, noch für eine einseitige Wirkung des Giftes auf das hypobranchiale Herzende beweisend. Denn nur im Anfangsstadium der Vergiftung ist gleichzeitig das Verhalten der abvisceralen Pulsationsreihe, also des visceralen Herzendes mit berücksichtigt worden, und aus den zwei Zahlen, die dieses Verhalten charakterisieren, geht jedenfalls so viel hervor, daß auch die abvisceralen Reihen verlängert werden. Aus den späteren Stadien der Vergiftung jedoch, in denen die einseitige Verlängerung der Pulsationsreihen am prägnantesten hervortreten soll, wird immer nur die Pulszahl einer beliebig herausgegriffenen abvisceralen Reihe mitgeteilt, die zur Kontrolle unentbehrlichen abvisceralen Pulse sind nicht gezählt worden. Um sich aber ein Bild von der Giftwirkung machen zu können, sind zusammenhängende Beobachtungen notwendig.

Die folgende Tabelle illustriert die Wirkung des Helleboreins, in der Konzentration 1 : 1000, in Seewasser gelöst (KRUKENBERG wandte eine Konzentration von 1—2 pro mille an).

Tab. 27.

*Salpa africana-maxima* (gen. cat.), 9 1/2 cm lang, bei 26,5° C (Helleboreinwirkung I).

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
44	47	47	50
44	48	51	55
54	58	47	52
40	45	48	51
54	59	49	54

unversehrt

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
—	—	31	3 <sup>2</sup>
39	43	38	44
42	49	48	5 <sup>2</sup>
65	69	55	61
30	33	56	57
77	83	67	7 <sup>2</sup>
66	73	89	9 <sup>2</sup>
66	80	112	119
52	74	90	10 <sup>2</sup>
53	77	74	88
39	61	65	86
32	5 <sup>2</sup>	61	8 <sup>2</sup>
22	3 <sup>8</sup>	47	66
20	35	42	61
11	20	5	*9
12	20	38	4 <sup>8</sup>
8	17	17	29
7	13	20	33
6	12	21	33
5	14	16	27
6	13	26	45
5	11	3	10
—	—	21	44
6	12	22	4 <sup>6</sup>
6	17	26	4 <sup>8</sup>
5	13	4	25
1	23	31	59
4	23	24	4 <sup>8</sup>
1	22	26	5 <sup>2</sup>
8	20	33	6 <sup>2</sup>
5	12	3	10
2	8	21	40
6	14	18	40
3	10	10	24
2	8	8	20
5	12	20	4 <sup>8</sup>
1	7		

in Helleborenlösung 1 : 1000

Von einer schnell vorübergehenden Verkürzung der Pulsationsreihen abgesehen, die als mechanische Reizwirkung des Zutrichterns der Gifflösung aufzufassen ist, ist unter dem Einfluß des Giftes zunächst eine unregelmäßige Verlängerung beider Pulsationsreihen zu konstatieren (wie in KRUKENBERG's Versuch), dann ein starkes Absinken der Reihenlängen, besonders der abvisceralen Pulse. Gleichzeitig tritt von jetzt ab hier und da Peristaltik und Antiperistaltik gleichzeitig auf, auch längere Pausen schalten sich ein. Nach dem letzten in der Tabelle notierten abvisceralen Herzschlage folgen sich, immer schwächer werdend, zuweilen durch Pausen getrennt, mehrere hundert adviscerale Schläge, während deren das viscerele Herzende unthätig bleibt. Bald hören dann diese Herzschläge ganz auf, nur die Körpermuskeln, obwohl sehr geschwächt, bleiben noch eine Zeitlang thätig, dann tritt auch hier der Tod ein.

Vergleichen wir diese Befunde mit denen KRUKENBERG's, so zeigt sich, daß die rein zahlenmäßigen Angaben in beiden Beobachtungen im allgemeinen übereinstimmen, daß KRUKENBERG aber dadurch zu einem irrtümlichen Schluß geführt wurde, daß er nur mit willkürlich gewählten Daten arbeitete: auch er beobachtete zunächst eine Verlängerung beider Pulsationsreihen. Die dann von verschiedenen Individuen notierten großen Zahlen der advisceralen Pulse (240, über 400, über 1200), die auch in unserer Beobachtung sich wiederfinden und die er irrtümlich als spezifische Helleboreinwirkung auffaßte, sind Absterbe-Erscheinungen des Herzens, die in ganz gleicher Form auch an unvergifteten Tieren zu beobachten sind, wenn sie nach längerer Gefangenschaft in ungewechseltem Wasser zu Grunde gehen. Vergl. die S. 252 beschriebenen Absterbe-Erscheinungen.

Daß eine solche einseitige Verlängerung der einen Pulsationsreihe, wie sie die letztgenannten Zahlen KRUKENBERG's belegen sollen, keine spezifische Helleboreinwirkung ist, geht ferner direkt aus folgendem Falle hervor, der im übrigen analog dem zuerst mitgeteilten verlief:

Tab. 28 s. S. 262.

Es steigt zunächst und fällt dann wieder die Pulszahl wenigstens in den advisceralen Reihen. Der Herztod, im einzelnen hier nicht zahlenmäßig notiert, erfolgte aber ohne jenes einseitige Ueberwiegen der advisceralen Pulsfolgen, gleichmäßig an beiden Herzenden erlöschen nach und nach die Kontraktionen. —

Tab. 28.

*Salpa africana-maxima* (gen. cat.), 14 cm lang, bei 26° C (Helleboreinwirkung II).

Abv.		Adv.		
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.	
14	22	28	40	unversehrt
18	28	37	57	
20	30	36	47	
19	28	39	50	
22	32	44	48	
20	27	37	50	in Helleboreinlösung 1 : 2000
21	30	43	56	
21	27	47	58	
8	14	33	44	
23	30	51	64	
16	23	48	60	
16	23	48	64	
22	31	59	74	
14	22	55	76	
21	25	84	160	
18	27	94	116*	
22	32	86	159	
18	38	1	8	
2	9	49	66	
9	66	47	63	
15	32	1	3	
2	8	83	192	
4	20	31	76	
3	35	30	127	

Die Versuche mit Nicotin und Helleborein lehren, daß es in der That möglich ist, die Zahl der gleich gerichteten Herzschläge schnell und sicher zu verkürzen (Nicotin) oder zunächst zu verlängern (Helleborein). Aber die Giftwirkungen berechtigen keineswegs zu dem Schluß auf eine physiologische Ungleichheit der beiden Herzenden, denn das hypobranchiale sowohl als das viscerele Herzende unterliegt der specifischen Giftwirkung. Das schließt nicht aus, daß unter Umständen das eine Herzende der Giftwirkung besser widersteht als das andere, wie ja auch das langsam absterbende unvergiftete Herz bald in dem einen, bald in dem anderen Ende sich als widerstandsfähiger erweist.



Auf die Angaben LAHILLE's kommen wir später zurück.

Die Frage nach der Beteiligung von Ganglienzellen am Herzschlag wird durch die Nicotin- und Helleboreinvergiftungen in keiner Weise erhellet. Eine Nachprüfung der übrigen von KRUKENBERG erprobten Giftwirkungen (Curare, Kampher, Atropin, Veratrin, Chinin, Strychnin und Muscarin) hatte wenig Interesse, da sie keine entscheidenden Resultate ergeben haben und mit solchen Ungenauigkeiten behaftet sind, daß die Untersuchung ganz von neuem hätte anfangen müssen. Und das wäre für die Fragen, die uns hier speciell interessieren, nicht lohnend gewesen, da unsere lückenhaften toxikologischen Erfahrungen auf dem Gebiete der Wirbellosen noch nicht zu solchen Schlußfolgerungen berechtigen, wie sie KRUKENBERG unbestimmt vorschwebten.

## II. Die spontanen Herzreize.

### A. Autotopie der spontanen Herzreize <sup>1)</sup>.

Empfängt das Salpenherz seine Kontraktionsreize von außen oder enthält es die Reizquelle, welcher Art sie auch sein mag, ausschließlich in sich selbst?

1) Im folgenden wird zur Frage der Automatie des Salpenherzens Stellung genommen. Das Wort „Automatie“ wird oft in zweifach-verschiedenem Sinne gebraucht. Man macht damit in den einen Fällen eine Aussage lediglich über den Ort der Reizerzeugung: das Salpenherz ist automatisch thätig, wenn es die motorische Reizquelle, mag sie diffus oder centralisiert sein, in sich selbst enthält. In anderen Fällen wird als automatisch in erster Linie die Art und Weise der Reizerzeugung charakterisiert: automatisch in diesem Sinne ist die Reizerzeugung im Atemcentrum des Säugetierhirns, weil dieses Centrum im eigenen Stoffwechsel schon den Reiz zu seiner specifischen Funktion enthält. Reflektorisch werden im Gegensatz dazu diejenigen Centren genannt, die erst durch Erregung anderer, mit ihnen verbundener Nervenelemente in Gang gesetzt werden (Reflexcentren des Hustens, Niesens etc.).

Ein warnendes Beispiel von Unklarheit, hervorgerufen durch Vermengung dieser beiden nicht-identischen Automatiebegriffe sind die Angaben KRUKENBERG's über das Salpenherz: Nachdem er S. 155 die Streitfrage aufgeworfen hatte, ob die alternierenden Herzbewegungen der Tunicaten „automatisch oder reflektorisch“ erfolgen, entscheidet er sich S. 161 dahin, daß das Herz der Salpen „automatisch“ thätig ist, d. h. daß es „auch für den Wechsel der

Das erstere ist mehrfach behauptet und experimentell zu stützen versucht worden, das letztere hat zuerst TODARO (35, S. 40) vermutet. Experimentell hat KRUKENBERG (21) die Frage in Angriff genommen, aber nicht beweisend, denn seine „Isolierungs“-Versuche stehen auf schwachen Füßen.

### 1. Isolierung.

KRUKENBERG löste den Eingeweideknäuel aus der Salpe heraus und sah dann, wie das „fast rein isolierte“ Herz sowohl ad- als abviscerale Pulsationen ausführte. Eine Isolierung des Herzens ohne Bluterguß ist, wie die Erfahrung lehrt, nur nach Unterbindung der beiden Herztenden möglich. Ein Bluterguß aus dem Herzen hat, wie KRUKENBERG behauptet, sofortigen, dauernden Stillstand der Herzthätigkeit zur Folge; die Thatsache, daß in seinem Experiment das Herz ohne Schutzmaßregeln gegen Verblutung ruhig weiter schlug, und die reservierte Ausdrucksweise des Autors lassen es unklar, ob denn das Herz wirklich isoliert war oder ob es mit dem übrigen Körper, speciell dem Lakunensystem noch irgendwie in Zusammenhang stand.

Das Salpenherz läßt sich zwar, ohne es zu verletzen, aus dem Körper völlig herausschneiden, aber nur bis zu einem gewissen Grade isolieren, wenn man die natürlichen Bedingungen seiner Thätigkeit einigermaßen erhalten will. Herzwand und Pericard gehören anatomisch so eng zusammen (s. S. 224), daß eine Trennung beider, selbst wenn sie sich reinlich ausführen ließe, einen starken Eingriff bedeuten würde. Herz und Pericard sind ferner aus der schlüpfrigen, zähen Gallerte, in der sie eingebettet sind, ohne Zerrung der zarten Teile nicht zu entfernen. Solche Gallerte bildet (mit einer ihr anhaftenden Epithellamelle) an der Umschlagstelle des Herzens in das Pericard den Abschluß der Herz-

---

Richtung seiner Kontraktionen . . . die motorischen Centren in sich selbst“ trägt. S. 175, dagegen weist er ausdrücklich darauf hin, daß seiner Auffassung nach „die Umkehr der Pulsationen auf reflektorischem Wege erfolgt“.

Um solche verwirrende Scheinwidersprüche zu vermeiden, ist es zweckmäßig, den mehrdeutigen Begriff der Automatie zu spalten und einerseits von autonomer im Gegensatz zu reflektorischer Reizerzeugung, andererseits von autotoper im Gegensatz etwa zu allotoper Reizerzeugung zu sprechen.

höhle nach außen; hier isolieren wollen, hieße, das Herz dorsal aufschlitzen.

Schneidet man das Herz an beiden Enden unmittelbar am Ursprung der großen Gefäße scharf ab und löst es mit der umgebenden Gallertmasse aus dem Körper heraus, sodaß das isolierte Stück einen Würfel von knapp 1 cm Seite darstellt, dann fängt das Herz bald wieder regelmäßig zu schlagen an, wenn die erste Reizwirkung vorübergegangen ist. Ein schmales, haarscharfes Messer, wie es bei Augenoperationen gebraucht wird, eine extra spitze Augenscheere und eine Mausezahnzange, um das Tier, ohne es zu drücken, fassen zu können, sind die geeignetsten Instrumente, denn eine Dehnung oder Quetschung kann den Versuch vereiteln.

Das isolierte Herz kollabiert nicht gleich vollständig, es bilden sich nur Dauerfalten in der ventralen Herzwand aus, die hier wohl als lokales passives Einsinken der Herzwand aufzufassen sind; sie werden von den schwachen Kontraktionswellen hin und her bewegt. Bei manchen Herzen sieht man statt einer Kontraktionswelle nur eine matte Bewegung über das Herz gleiten. Immerhin folgen sich abwechselnd, zuweilen mit großer Regelmäßigkeit ab- und adviscerale Pulsationsreihen (s. Tab. 29).

Wechselpausen können, wie das ebenfalls die Tab. 29 zeigt, wegfallen. Folgen sich die einzelnen Pulse langsam, so schalten sich oft, sowohl bei ab- als bei advisceralen Reihen, antiperistaltische Wellen zwischen die vorherrschende Peristaltik ein.

Tab. 29.

Isoliertes Herz einer *Cyclosalpa pinnata* (gen. cat.).

Abv.		W.-P.	Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.		Zahl	Zeit in Sek.
32	70	3	73	207
31	65	3	58	165
32	61	5	60	182
35	73	4	82	158
32	69	5	70	129
36	62	3	72	204
38	94	4	86	250
37	65	3	90	256
34	66	3	70	184

Das Längenverhältnis der entgegengerichteten Pulsationsreihen wechselt mit den verschiedenen Individuen: auf 3—4 abviscerale folgten am isolierten Herzen einer *Salpa africana-maxima* durchschnittlich 60 (!) adviscerale Pulsationen, während bei einem anderen Tiere derselben Kette folgendes Verhältnis sich zeigte:

Tab. 30a.

Isoliertes Herz einer *Salpa africana-maxima* (gen. cat.)

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
28	45	74	90
31	53	59	117
27	42	70	119
29	62	81	102
29	51	81	102

Die Pulsationen desselben Herzens unmittelbar vor der Isolierung zeigt:

Tab. 30b.

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
44	67	53	75
45	70	53	78
43	67	54	78
46	70	54	80
47	70	57	84

Da in den vorhergehenden Versuchen das Salpenherz samt den ihm anhaftenden Teilen aus dem Körper herausgeschnitten wurde, so ist die Frage nicht abzuweisen, ob etwa in diesen Nachbarteilen die spontanen Kontraktionsreize entstehen und von da dem Herzen zugeleitet werden. Die später mitzuteilenden Zerstückelungs-Versuche, bei denen die Isolierung eine vollständige war, verneinen diese Frage, ebenso die histologische Untersuchung, denn Ganglienzellen und Nervenfasern, die hier allein in Betracht kämen, sind in der mit herausgeschnittenen Herznachbarschaft nicht zu finden.

Die Isolierungsversuche beweisen, was für die Ascidien schon behauptet, aber von anderer Seite wieder bestritten worden war: daß der regelmäßige Wechsel von ab- und advisceralen Pulsationen nicht durch periphere Ursachen hervorgerufen wird. Nicht



nur die Reizerzeugung an sich, sondern auch ihr alternierender Charakter ist autotoper Natur.

Das schließt natürlich nicht aus, daß, analog den Verhältnissen am Wirbeltierherzen, ein hemmender oder beschleunigender, oder in unserem Falle auch ein die Alternation der Pulse modifizierender Einfluß von seiten des Centralnervensystems ausgeht. Eine Untersuchung dieses Punktes wird auch nahe gelegt durch eine Notiz KRUKENBERG's (21, S. 169) über „Beschleunigungen undefinierbarer Natur, die am Herzen jeder lebenskräftigen Salpe zeitweise auftreten“. Um

## 2. die Bedeutung des Centralnervensystems für den Herzschlag

zu prüfen, wurde das Ganglion der Salpe mit schnell folgenden Induktions-Schlägen gereizt (DU BOIS-REYMOND's Schlitten-Induktorium, Chrom-Tauchelement von 1 l Inhalt) und vor, während und nach der Reizung der Herzschlag registriert. Die Reizwirkung auf die motorischen Centren des Hirnes äußerte sich in Kontraktionen der Körpermuskulatur, die je nach der Stromstärke variierten. Dabei war mehrfach zu beobachten, daß im Moment des Beginns der Reizung mit den Wechselströmen die ganze Reifenmuskulatur des Körpers sich gleichzeitig krampfartig zusammenzog, dann erschlaffte und während der Dauer der Reizung in Ruhe blieb; erst im Moment des Aufhörens der Reizung verfiel sie wieder in kurzen, aber starken Krampf mit eingeschalteten, schnell sich folgenden unvollständigen Erschlaffungen.

Das Ganglion wurde durch Abpräparieren des dünnen, über ihm lagernden Mantelteiles etwas freigelegt; um es ruhig zwischen den Platinelektroden zu halten, mußten die Tiere festgesteckt werden, doch so, daß nicht die für die Atmung wichtigen Kontraktionen der Muskelreifen und Oeffnungs-Sphinkteren, sondern nur die Ortsbewegungen verhindert wurden. Ist dann das Ganglion zwischen die ca. 2 mm abstehenden Elektrodenenden gelagert, so wurden zunächst die Herzschläge des ungereizten Tieres möglichst lange beobachtet, um eine genügende Basis für spätere Versuche zu gewinnen. Dabei sind die spontanen Schwankungen in der Zahl der gleich gerichteten Pulsationen einer Reihe zu beachten. Sind diese Schwankungen groß und gleichzeitig unregelmäßig, dann ist die größte Vorsicht bei der Verwertung der Reizbefunde geboten. Eine Verkürzung der Pulsationsreihen nach Reizung des Ganglions ist zwar nicht selten zu beobachten, sie dürfte aber erst

dann kausal als Folge dieser centralen Erregung aufgefaßt werden, wenn sie sich durch die Regelmäßigkeit ihres Eintreffens, ihrer Größe unter gleichbleibenden Bedingungen oder durch irgend ein anderes Kennzeichen von den vorher beobachteten spontanen Schwankungen der Reihenzahl unterschieden. Um in jedem Falle das zur Entscheidung nötige Material zusammen zu haben, darf man sich die Mühe nicht verdrießen lassen, eine Stunde lang, unter Umständen auch länger, die Herzschläge jedes einzelnen Tieres ununterbrochen zu beobachten. Die so erhaltenen Tabellen sollen hier nicht wiedergegeben werden, da sie zur Selbstkontrolle wohl nötig waren, aber das Endresultat nicht modifizieren.

Von den Tabellen, die eindeutige Resultate gaben, da die Beobachtungstiere einen konstanteren Herzschlag hatten, sei hier eine typische mitgeteilt:

Tab. 31.

*Cyclosalpa pinnata* (gen. cat.), bei Reizung des Ganglions.

Reizung ↓	Abv.		Adv.		Reizung ↓
	Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.	
	65	89	78	108	
	66	89	91	120	
v. Schlag 40—50	66	89	77	107	v. Schlag Rollenab- 60—70 stand 10
	55	76	83	109	
	64	88	88	117	
v. Schlag 50 bis Ende	62	83	85	114	v. Schlag 70 bis Ende dto.
	65	86	80	104	
v. Schlag 20—25	62	86	69	95	v. Schlag Rollenab- 30—35 stand 0
v. Schlag 50 bis Ende	51	72	55	75	
v. Schlag 40 bis Ende	45	65	59	78	v. Schlag 40 bis Ende dto.
	52	70	51	69	
	54	73	68	93	dauernde Reizung dto.
	55	74	58	78	

Diese Tabelle zeigt, wie alle anderen, daß durch die Reizung des Ganglions weder die Länge der Pulsationsreihen noch die Frequenz der Schläge irgendwie beeinflußt wird. Auch die Wechselfasen zeigten vor, während und nach der Reizung nicht die geringste Verschiedenheit.

Wir kommen also zu dem Schluß, daß das Hirn der Salpen, im Gegensatz zu dem der Wirbeltiere und vieler wirbellosen Tiere, keine den Herzschlag modifizierenden Centren enthält.

Wenn das richtig ist, dann müßten auch andere als elektrische Reize, etwa der mechanische, in der Durchschneidung der Nervenstämme gegebene Reiz wirkungslos sein. Das Ganglion wäre überhaupt vollkommen entbehrlich wenn nicht ein indirekter Einfluß des Ganglions irgend welcher Art, etwa unter Vermittelung der Muskelthätigkeit besteht, dürfte der Herzschlag hirnloser Tiere in nichts von dem der intakten Salpe sich unterscheiden. Macht man mit einer Exstirpation des Ganglions diese Gegenprobe auf die elektrischen Reizversuche, so fällt eine Erscheinung auf, die schon ihrer Konstanz wegen bemerkenswert ist: sofort nach Exstirpation des Ganglions sinkt, meist unvermittelt, die Zahl der gleich gerichteten Schläge, die Pulsationsreihen verkürzen sich.

Die Verkürzung betrifft entweder gleichzeitig die ab- und die advisceralen Reihen, wie es die folgenden Tabellen zeigen:

Tab. 32a.

*Salpa afric.-maxima* (gen. cat.), vor der Exstirpation des Ganglions.

Tab. 32b.

Dasselbe Tier, unmittelbar nach Exstirpation des Ganglions (während des Eingriffes lief nur 1 zusammenges. Herzperiode ab).

Tab. 32a.

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
27	40	33	50
29	45	37	55
33	50	37	53
33	50	39	56
33	50	38	54

Tab. 32b.

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
13	20	22	34
15	24	25	37
16	25	22	35
15	25	24	35
14	25	25	36

Oder die Verkürzung betrifft nur die eine der Pulsationsreihen, wie aus folgenden Daten ersichtlich ist:

Tab. 33a.

*Salpa afric.-maxima* (gen. cat.), vor Exstirpation des Ganglions.

Tab. 33b.

Dasselbe Tier unmittelbar nach Exstirpation des Ganglions.

Tab. 33a.

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
28	42	31	48
27	40	33	50
29	44	34	51
27	41	34	49
30	45	32	49

Tab. 33b.

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
17	25	36	53
19	31	35	50
19	32	41	58
19	31	39	57
23	37	40	58

Während in diesen Fällen jede einzelne der verglichenen Pulsationsreihen (in den Tab. 33 die in abvisceraler Richtung) nach der Exstirpation des Ganglions kürzer ist als die des intakten Tieres, tritt in anderen Fällen dieses Verhältnis nur an Durchschnittszahlen zu Tage. So zeigte eine *Salpa afric.-max.* (cat.) vor dem Eingriffe 16 ab- und 20 adviscerale Schläge in der zusammengesetzten Periode, während nach der Operation die Zahl der Schläge auf 11 und 18 herabsank (Durchschnittswerte aus je 10 zusammengesetzten Perioden berechnet). Die Entfernung des Ganglions (sie mag noch so schonend und schnell geschehen) hatte also regelmäßig eine bestimmte Veränderung des Herzschlags zur Folge. Dürfen wir hierin den Ausdruck eines Ausfallens von Reizwirkungen sehen, die am intakten Tier das Hirn auf das Herz ausübt?

Die folgenden Experimente verneinen diese Frage, zeigen aber zugleich, daß auf Wegen, die noch völlig dunkel sind, eine ganz bestimmte Beeinflussung des Herzschlages von der Peripherie aus möglich ist:



Tab. 34a.

*Salpa africana-maxima* (gen. solit.), unversehrtes Tier vor dem Versuch.

Abv.		W.-P.	Adv.		W.-P.
Zahl	Zeit in Sek.		Zahl	Zeit in Sek.	
33	54	2	42	64	2
33	55	1	42	63	4
30	52	1	42	66	3
31	50	1	42	65	2
34	54	1	43	67	2
34	55	1	43	65	2
35	57	1	45	67	3
35	54	1	44	67	2
37	57	1	45	69	1
38	61	1	46	69	3

Am Ende der letzten Reihe wurde nun das Ganglion entfernt. Währenddessen ist nur eine ab- und eine adviscerale Reihe verstrichen; die folgende Tabelle, am enthirnten Tiere aufgenommen, bildet also mit dieser Einschränkung die direkte Fortsetzung des in der vorhergehenden Tabelle registrierten Herzschlages:

Tab. 34b.

Dasselbe Tier, unmittelbar nach Exstirpation des Ganglions.

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
18	28	28	41
17	28	25	36
21	31	30	45
22	35	33	48
23	38	34	52
26	41	37	55
26	42	40	58
27	43	41	59
29	45	43	63
29	45	45	65

Die Tabelle zeigt, außer dem unvermittelten Abfall der Schlagzahl in der ab- und advisceralen Reihe, wie sich allmählich die höhere Schlagzahl des normalen Tieres wieder herstellt, in

diesem Falle schneller in den advisceralen, langsamer in den abvisceralen Reihen.

Nach Ablauf der letzten Pulsationsreihe wurde nun dem Tiere ein ca.  $\frac{1}{2}$  cm langes Stück der Hypobranchialrinne mit angrenzender Körperwand ausgeschnitten:

Tab. 34c.

Dasselbe Tier, unmittelbar nach Exstirpation eines Stückes der Hypobranchialrinne aus der Gegend des exstirpierten Ganglions.

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
11	16	23	35
17	25	32	44
19	29	27	39
21	34	48	66
25	36	51	73
32	48	61	87
30	43	60	83
34	51	68	93
34	50	79	107
36	55	80	108

Sofort sinkt abermals die Schlagzahl beider Pulsationsreihen beträchtlich herunter, um sich bald wieder zur Norm des unverletzten Tieres zu erheben. (Das hierbei zu beobachtende starke Ansteigen der advisceralen Pulse bis auf 80 darf auf Grund einer einzelnen Beobachtung nicht ohne weiteres mit dem Eingriff in Zusammenhang gebracht werden; nur zahlreiche Beobachtungsreihen würden darüber entscheiden können, ob hier auch spontan — wie es bei längerem Aufenthalt des Tieres in ungewechseltem Wasser stets stattfindet — eine Erhöhung stattgefunden haben würde oder nicht).

Dieser und analoge Versuche beweisen, daß außer der Exstirpation des Ganglions auch andere Verletzungen den Herzschlag modifizieren können.

Daß es aber ausschließlich, auch im Falle der Enthirnung, die Verletzung an sich und nicht eine Abhängigkeit vom Centralnervensystem ist, die die Pulsationsreihen verkürzt, beweist folgender Versuch:

Tab. 35a.

*Cyclosalpa pinnata* (gen. cat.), unversehrtes Tier vor dem Versuch.

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
12	18	17	27
9	17	14	22
11	20	19	29
10	19	17	25
10	18	18	28
9	17	16	26
11	21	21	31
11	18	19	29
11	19	20	30
12	21	23	35

Mit einem scharfen Scheerenschnitte wurde diesem Tiere nun der ganze vorderste Körperteil, in einer Entfernung von 1 cm vor dem unberührten Ganglion durchschnitten:

Tab. 35b

zeigt das plötzliche Absinken der beiderseitigen Pulsationsreihen nach Abtrennung der vorderen Körperhälfte:

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
7	12	16	24
9	16	17	26
8	17	17	27
9	18	18	29
11	20	5	11
3	7	15	26
4	8	15	26
5	10	15	25
5	10	17	25
7	15	19	29
9	16	22	33
13	21	27	41
8	15	27	40
13	23	26	38
10	19	29	39

Nachdem sich das Tier erholt und die Pulsationszahl der Reihen annähernd die normale Höhe wieder erreicht hatte, wurde jetzt das vollkommen unversehrte Ganglion entfernt, eine im Verhältnis zur vorhergehenden minimale Verwundung, was den Verlust an Körpermasse betrifft. Die unmittelbar an die vorhergehende sich anschließende

Tab. 35c

illustriert den Herzschlag nach Exstirpation des Ganglions aus dem bereits verletzten Tier:

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
13	21	30	44
15	25	44	60
17	30	52	68
17	29	21	30
12	26	48	64
17	28	44	70
18	31	34	44
17	30	47	60
18	36	44	57
19	31	55	71

Diese Tabelle zeigt, daß jetzt eine Ausschaltung des Centralnervensystems ohne jeden Einfluß auf den Herzschlag ist. Die Tendenz der Pulsationsreihen, sich zu verlängern, war schon vor der Exstirpation zu erkennen und ist — wie wir schon früher sahen — auch am unverletzten Tiere keine seltene Erscheinung.

Das allgemeine Resultat der vorhergehenden Reiz- und Exstirpations-Versuche ist also der Nachweis, daß im Gegensatz zum Wirbeltierherzen der Herzschlag der Salpen vom Centralnervensystem direkt unabhängig ist. Die letzte Versuchsreihe beweist endgiltig, daß nicht eine nervöse Abhängigkeit des Herzens vom Hirn, sondern nur die relative Größe des Substanzverlustes das Absinken der Pulsationsreihen bei Exstirpation des Ganglions bedingt.

Auf die bei Gelegenheit der diesbezüglichen Versuche ermittelte Thatsache, daß von extracardialen Punkten aus der Herzschlag der Salpen sich bestimmt modifizieren läßt, haben wir später zurückzukommen.



## B. Centralisierung oder diffuse Verteilung der Reizherde?

Nachdem im Vorhergehenden gezeigt wurde, daß ausschließlich in der Herzwand selbst die Kontraktionsreize erzeugt werden, ist jetzt zu entscheiden, ob die Reizerzeugung in bestimmten Regionen des Herzens lokalisiert ist oder ob die Fähigkeit spontaner Rhythmicität allen seinen Teilen zukommt.

Ueber das Herz der Ascidien berichtet LOEB (25, S. 16), daß Experimente eines Dr. LINGLE folgendes Resultat ergeben hätten: Die Quelle der Herzthätigkeit ist auf zwei kleine Regionen an den beiden Herzen beschränkt. Beweis: „Schnitt er diese beiden Stücke aus dem Herzen heraus, so schlugen sie ununterbrochen weiter, während das dazwischen liegende lange Mittelstück nicht mehr pulsierte.“

Wie verhält sich in diesem Punkte das Herz der Salpen? So viel steht fest, daß im unverletzten Tiere die peristaltischen Wellen ausnahmslos auch hier an den Herzenden anheben. Es ist trotzdem nicht ausgeschlossen, daß jeder Teil der Herzwand rhythmische Reize zu erzeugen imstande ist, daß aber aus Gründen auf die wir nachher zurückkommen, nur bestimmte Reizquellen wirksam werden und dann gleichzeitig den Rhythmus des Herzschlags bestimmen.

Trennt man ein Salpenherz von den Gefäßwurzeln ab, löst es aus dem Pericard heraus und schneidet es in Stücke, so erlischt zunächst jede zusammenhängende Bewegung, nur ungeordnete, langsame, wurmartige Kontraktionen der einzelnen Fasern sind unter dem Mikroskop zu sehen. Die Herzstückchen müssen vor schnellem Absterben durch Zufließenlassen frischen Seewassers geschützt werden. Sie werden zu diesem Zweck am besten in das von H. E. ZIEGLER (41) konstruierte Durchströmungs-Kompressorium eingeschlossen, das mir gute Dienste leistete. Die Beobachtungen wurden dann, um jede direkte Reizwirkung der Zerstückelung vorübergehen zu lassen, erst nach einigen Stunden vorgenommen, nach Abstellung des Zuflusses, um störende Einflüsse von seiten des Wasserstroms auszuschließen.

In dem Falle, der hier als Beleg angeführt sei, wurde das Herz eines Einzeltiers von *Cyclosalpa pinnata* in 4 annähernd gleich große Stücke zerschnitten. Die Untersuchung 3½ Stunden später zeigte, daß jedes einzelne Herzstückchen rhythmische Zuckungen ausführte. Die Zuckungen er-

griffen bald einen größeren, bald einen kleineren Teil der Herz-  
wand und zeigten in jedem Stück ein anderes Tempo. In der  
uns hier interessierenden Frage kommen nur die Bewegungen der  
beiden mittleren Herzausschnitte in Betracht. In einer Beob-  
achtungsreihe von 200 ununterbrochen sich folgenden Zuckungen  
kommen in dem einen Stücke auf je 10 Schläge:

13, 15, 15, 18, 18, 19, 17, 19, 18, 18, 20, 17, 21,  
19, 20, 22, 22, 24, 25 Sek.

Das jetzt stehen bleibende Herzstück nahm nach Zufluß  
frischen Seewassers seine Thätigkeit wieder auf. Eine halbe Stunde  
nach der ersten Beobachtung brauchte es jetzt zu je 10 Schlägen:

20, 24, 25, 25, 26, 25, 28, 27, 28, 29 etc. Sek.

Das inzwischen beobachtete zweite Mittelstück des Herzens  
brauchte dagegen zu je 10 Schlägen:

38, 45, 52, 58, 62, 56, 56, 49, 52, 55 etc. Sek.

Der Gegensatz zwischen den hier am Salpenherzen gewonnenen  
Resultaten und den oben mitgeteilten Angaben LOEB's über das  
Ascidienherz veranlaßte mich zu einer Nachuntersuchung der  
letzteren. Dem bloßgelegten, kräftig schlagenden, langen Herz-  
schlauch von *Ciona intestinalis* L. wurde der mittlere Teil aus-  
geschnitten, nachdem er zuvor an beiden Enden mitsamt dem  
Pericard unterbunden worden war. Während die im Körper zurück-  
gelassenen langen Endstücke des Herzens weiter pulsierten, blieb  
in der That der isolierte Teil still stehen. Wartet man aber ge-  
duldig eine Viertelstunde nach der anderen ab, dann sieht man  
auch hier, wie bei den Salpen, den Puls wieder erwachen. Dann  
kann der isolierte Herzteil stundenlang weiterschlagen, mit einer  
Regelmäßigkeit wie sie im intakten Tiere nicht größer sein könnte.  
Einige Zahlen mögen dies belegen: das ca. 4 mm lange, isolierte  
Herzmittelstück einer erwachsenen *Ciona intestinalis* führte  
hinter einander in jeder Minute:

13, 12, 13, 13, 13, 14, 13, 14, 15, 15, 13, 15, 15, 15, 15 etc.  
kräftige Zuckungen aus. Bei einem anderen Mittelstück waren  
in jeder Minute:

6, 5, 6, 6, 6, 7, 7, 6, 8, 7, 7, 8, 6, 8, 8 etc.

Zuckungen zu zählen.

Es ist nicht nötig, das Beweismaterial zu vermehren. Die  
Zerstückelungsversuche lehren übereinstimmend, daß nicht nur  
die Enden, sondern auch beliebige mittlere Ab-  
schnitte des Herzens der Salpen und der Ascidien  
die Fähigkeit besitzen, wirksame rhythmische  
Kontraktionsreize spontan zu entwickeln.

Diese diffuse Verteilung der Reizquellen hat den Vorteil, daß bei einer vorübergehenden Schädigung der normal allein wirksamen Reizherde benachbarte Teile die Führung übernehmen können, sie verhüten so eine Unterbrechung der Circulation. Die hier auftauchende Frage nach dem Zustandekommen einer koordinierten Bewegung der physiologischen Teilstücke wird später erörtert.

### C. Die Blutfüllung.

Ist die Blutfüllung des Herzens eine Vorbedingung für die charakteristische Alternation wirksamer ab- und advisceraler Reize?

KRUKENBERG bejaht es für das Salpenherz: „Stach ich irgend eine seiner drei Abteilungen (s. S. 250, Anm.) mit einer Nadel an, so hörte, wenn ein Bluterguß die Folge der Verletzung war, die Pulsation am ganzen Herzen sofort auf. Das blutleere Salpenherz pulsierte nicht“ (21, S. 167). Diese Angabe KRUKENBERG's ist in ihrem Hauptpunkt falsch. Ein Stich kann allerdings wie jede andere Mißhandlung einen Stillstand der Bewegung hervorrufen; aber ein so empfindliches Gebilde wie das Salpenherz will nicht auf diese primitive Art angezapft werden.

Man schneide mit einem Augenmesser in unmittelbarer Nähe des visceralen Herzendes die großen Gefäße durch und trenne dann vollends den ganzen Nucleus ab. Blut entleert sich augenblicklich. Der Grad der Blutfüllung des abgetrennten Herzens war beim Isolierungsversuch ohne Interesse; jetzt wurde jedesmal vor und nach dem Eingriff das Herz auf diesen Punkt hin genau kontrolliert. Die *Salpa africana-maxima*, in deren Herz man unter der Lupe die großen dichtgedrängten Blutkörperchen deutlich wie die Flocken eines Schneegestöbers durcheinander wirbeln sieht, eignet sich dazu am besten. Nur diejenigen Herzen wurden weiter untersucht, die sich derart verblutet hatten, daß nach dem Schnitt keine Blutkörperchen mehr zu entdecken waren. Das Herz bleibt nach dem Eingriff zunächst stillstehen; es kann trotz der Verblutung und der Zartheit seiner Wand lange Zeit sein normales pralles Aussehen bewahren. Nach einiger Zeit treten sowohl ab- als adviscerale Pulsationen auf, die bald rein voneinander getrennt sind, bald einzeln eingeschaltete antiperistaltische Wellen aufweisen.

Die Kontraktionen sind im Bereich der beiden Herzenden, von denen sie ausgehen, oft sehr schwach, nur im Mittelstück des

Herzens kommt es dann zur Ausbildung tiefer Einschnürungen der ventralen Herzwand. In

Tab. 36a.

*Salpa afric.-maxima* (gen. cat.), vom Nucleus abgeschnittenes blutleeres Herz, 1 Stunde nach dem Eingriffe.

Tab. 36a

.	Abv.		Adv.	
	Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
	13	110	33	45
	17	119	36	48
	11	98	39	55
	13	95	33	50
	15	104	34	46
	13	105	36	60
	12	101	37	57
	12	84	36	53
	14	105	38	65
	6	57	30	45

ist die Thätigkeit eines völlig blutleeren Herzens registriert, zu einer Zeit, als es schon zu einem runzeligen Schlauch zusammengeschnürt war, dessen Lumen noch nicht halb so groß als normal war. In

Tab. 36b

	Abv.		Adv.	
	Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
	8	11	11	17
	7	10	10	17
	8	12	13	20
	9	13	10	15
	7	12	8	11
	7	12	14	19
	8	13	11	16
	6	11	12	16
	8	12	9	13
	6	10	10	15

ist zum Vergleich die Herzthätigkeit der intakten Salpe unmittelbar vor Abtrennung des Nucleus dargestellt.



Die beiderlei Pulsationsreihen verhalten sich am blutleeren Herzen zuweilen verschieden; die abvisceralen Schläge können durch lange Pausen getrennt sein, in die sich vereinzelte adviscerale Wellen einschleichen. Dann folgten zuweilen bedeutend schneller, zahlreicher und in regelmäßigem Tempo die advisceralen Wellen, die keine gleichzeitige Antiperistaltik aufkommen ließen; erst wenn sie gegen Ende der Reihe sich verlangsamen, setzten nach einer Wechseelpause oder auch direkt die abvisceralen Pulse wieder ein.

Die stundenlang anhaltenden, regelmäßigen Pulsationen blutleerer Herzen, die ich beobachten konnte, beweisen, daß bei den Salpen die Blutfüllung keine Vorbedingung für die Wirksamkeit regelmäßig abwechselnder ab- und advisceraler Herzreize darstellt.

Für die Ascidien gilt dasselbe, wie ich mich an *Ciona intestinalis* L., Beobachtungen KRUKENBERG's bestätigend, überzeugt habe.

Die Frage, ob im einzelnen eine Abhängigkeit des Herzschlags vom intracardialen Druck resp. der Wandspannung besteht, wie sie von BIEDERMANN (3, S. 6 ff.) für das Schneckenherz nachgewiesen wurde, läßt sich am Salpenherzen, der äußersten Zartheit der Teile wegen, nur auf primitive Weise untersuchen (s. S. 300 ff.).

#### **D. Neuro- oder myogene Natur der spontanen Herzreize.**

Die Entscheidung darüber, welche histologischen Bestandteile des Herzens die Quelle der spontanen Kontraktionsreize darstellen, wird dadurch erschwert, daß die anatomische Grundlage der Frage nicht feststeht. Die Angaben der Autoren über den feineren Bau des Tunicatenherzens widersprechen sich schon in relativ einfachen Punkten, und diese müssen erst klargestellt werden, ehe die viel heiklere Untersuchung der Herzwand auf Ganglienzellen und Nervenfasern einsetzen kann.

VAN BENEDEN und JULIN (1, p. 318 ff.) sprechen dem Herzen der Tunicaten ein Endocard ab, die Muskelfibrillen selbst sollen die Herzhöhle abschließen. Das wird speciell auch für unser Objekt, die *Cyclosalpa pinnata*, angegeben. Demgegenüber behauptet LAHILLE (23, p. 33 ff.), auf Untersuchungen an *Pegea confoederata* fußend, daß ein unzweifelhaftes Endothel nach innen von der Muskelschicht sich fände. Aber der Autor steht doch noch unter dem Einflusse der Anschauung von VAN BENEDEN und

JULIN, wenn er sich selbst widersprechend, kurz darauf angiebt, die kontraktile Substanz der Wandzellen würde unmittelbar vom Herzblut gespült. Ferner sei daran erinnert, daß TODARO zwei Schichten am Salpenherzen unterschieden hat, „uno esterno, formato da un semplice piano di cellule muscolari striate . . ., l'altro interno fatto da un delicatissimo strato omogeneo e trasparente di sostanza elastica“ (35, p. 38/39).

Eine eigene Untersuchung dieser Verhältnisse an zahlreichen Individuen beider Generationen von *Cyclosalpa pinnata* und *Salpa africana-maxima* ergab folgendes: Den Abschluß der Herzhöhle bildet zu innerst ein Endocard, das nicht als Endothelium bezeichnet werden kann, da seine Zellen keinen endo- und epithelialen Charakter haben, sondern typisches Bindegewebe bilden (Taf. IX, Fig. 6). Der helle, gekörnelte Plasmakörper der Endocardzellen zieht sich in mannigfach gestaltete Fortsätze aus, bald nehmen infolgedessen die Zellen Spindel-, bald Sternform an, bald sind sie baumartig verästelt u. s. w. In der centralen Plasmamasse liegt ein heller, farbloser Kern mit dunklerem, scharfem Nucleolus. Alle diese Zellen sind in eine durchsichtige, feste Zwischensubstanz eingebettet und lassen sich deshalb als zusammenhängende Lage mit Nadeln aus dem Herzen herauspräparieren. Diese dünne Haut kann sich bei der Konservierung leicht von der Muskulatur ablösen und in die Herzhöhle einsinken; das täuscht dann hier und da auf Schnitten ein direktes Angrenzen der Muskelzellen an die Herzhöhle vor. VAN BENEDEN und JULIN haben das Endocard ebenfalls gesehen, aber, wie LAHILLE richtig vermutet hat, irrtümlich für ein Pericard gehalten. Oeffnet man aber ein Salpenherz, breitet es aus und betrachtet es von der Innenfläche, so tritt beim Senken des Tubus stets zuerst die beschriebene Bindegewebsschicht und erst bei weiterem Senken die Muskellage des Herzens zu Tage. Schnitte durch das Herz lassen an der Endocardnatur der Zellenlage ebenfalls keinen Zweifel und zeigen zugleich, wie leicht ohne Kontrolle auf Flächenpräparaten das Bindegewebe mit einem Plattenepithel verwechselt werden kann, wie es geschehen ist.

Die Herzhöhle wird dadurch zuweilen beträchtlich eingeengt, daß von der gallertigen und faserigen Masse, in die das Herz eingebettet ist, ein Teil zwischen Endocard und Muskelwand sich eindringt. Vielleicht steht diese eingewucherte Masse in genetischem Zusammenhang mit der „rete tendinea“, die TODARO (35, p. 39) am Embryo von *Cyclosalpa pinnata* beschrieben hat.

Im Endocard von *Cyclosalpa pinnata* und *S. afric.-maxima* sind häufig (zum Teil schon bei Tieren, die noch am Stolo der Mutter hängen) eigentümliche Cysten zu beobachten (Taf. IX, Fig. 4). Es sind ellipsoidische, ca. 50  $\mu$  lange, 45  $\mu$  breite Körper mit starker Hülse und einem wurmartig zusammengerollten oder zusammengeballten, im Leben schwach grünlichen Inhalt, der grobe, stärker lichtbrechende Körner und ein größeres, kernähnliches Gebilde, das sich stärker färbt als der übrige Cysteninhalte, hervortreten läßt. Eine nähere Untersuchung dieser Gebilde, die wohl als Parasiten (tierischer oder pflanzlicher Natur?) resp. als deren Jugendformen, in jedem Falle als Fremdorganismen aufzufassen sind, mußte, als zu weit vom Wege abführend, unterbleiben.

Das Pericard des Salpen-Herzens (Taf. IX, Fig. 5), zuerst von TODARO (35, S. 38) erkannt, von VAN BENEDEN und JULIN bei der mikroskopischen Untersuchung übersehen, besteht aus einem einschichtigen Plattenepithel, das, von der Fläche betrachtet, scharfe, meist unregelmäßig polygonale Zellgrenzen zeigt. Die Befunde an den von mir untersuchten Arten stimmen mit den Resultaten LAHILLE'S (23, S. 34) an *Pegea confocederata* überein.

Der Bau der Herzmuskelzellen entspricht in typischer Form den physiologischen Anforderungen, die an ein Herz gestellt werden: einmal der Ausdauer in der Aufeinanderfolge und dann dem schnellen Ablauf der rhythmischen Kontraktionen. Die letztere Fähigkeit giebt sich, wie fast überall im Tierreich, so auch in unserem Falle in einer deutlichen Querstreifung der Muskelfibrillen zu erkennen (vgl. BIEDERMANN, 4, S. 33 f.).

Was die Ausdauer der Arbeitsleistung anlangt, so haben die vergleichenden Untersuchungen KNOLL'S (19, S. 633 ff.) gelehrt, daß überall im Tierreich gerade diejenigen Muskeln, die am andauerndsten in Anspruch genommen werden, die protoplasma-reichsten Muskelfasern enthalten. Mit Recht sieht er in dieser Verteilung von Sarkoplasma und Fibrillen eine Stütze der verbreiteten Anschauung RANVIER'S, daß das Sarkoplasma eine hervorragende Rolle im Stoffwechsel der kontraktile Elemente spielt. Die Muskelzellen des Salpen-Herzens zeigen ebenfalls einen Protoplasma-reichtum, hinter dem die Ausbildung kontraktile Substanz sehr zurücktritt. In diesem und den folgenden Punkten stimmen meine Resultate mit denen von VAN BENEDEN und JULIN vollkommen überein (s. deren Taf. X, Fig. 5a u. b). Im Protoplasma jeder Zelle liegen mehrere große, helle Kerne mit deutlichem Kernkörperchen. Die kontraktile Fibrillen, deren jede einzelne



die oben genannte Querstreifung zeigt, laufen einander parallel, einseitig, an der endocardialen Fläche des Sarkoplasmas entlang.

Nachdem so wenigstens in den Hauptzügen der histologische Aufbau des Salpen-Herzens nachgeprüft ist, können wir uns jetzt dem Punkte zuwenden, der hier für uns das meiste Interesse hat: Sind im Herzen oder in seiner nächsten Umgebung nervöse Elemente nachweisbar, die als Quelle oder als Regulatoren seiner rhythmischen Thätigkeit aufzufassen sind? Die Untersuchung auf Ganglienzellen wurde am lebenden, macerierten und auf die verschiedenste Weise fixierten und gefärbten Material, auf Schnitten, Zupf- und Flächenpräparaten vorgenommen. Außer den allgemeinen Methoden der Konservierung mit Sublimat, Formol, FLEMMING'scher, PERENYI'scher Mischung etc. und nachfolgender Färbung mit Borax-, Para- und Pikrokarmine, Karmalaun, Cochenille, Hämatoxylinen und Anilinfarben, wurde die Flüssigkeit vom RATH's (Osmium- frei mit Tannin- resp. Holzessigbehandlung), die Osmiumfixierung mit folgender Reduktion in rohem Holzessig noch von MÄHRENTHAL, die ebenfalls speciell für Nervenelemente Wirbelloser empfohlene Osmium-Essigsäure-Methode, die vitale Färbung mit Methylenblau, endlich die Vergoldungen nach RANVIER und GOLGI und die bekannten Versilberungsmethoden des letzteren an unserem Objekte angewendet. Doch lege ich gerade auf die Imprägnationen nach GOLGI, die ich der Vollständigkeit halber anwandte, in unserem Falle keinen großen Wert, da sie bekanntlich selbst an ihrem günstigsten Objekte, dem Gehirn, als „launisch“ bekannt und negative Befunde für das Fehlen von Ganglienzellen in vielen Fällen nicht beweisend sind. Noch weniger kennen wir für wirbellose Tiere die Bedingungen für das Zustandekommen der gewünschten Reaktion; das könnte nur durch lange, speciell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungsreihen für die einzelnen Arten festgestellt werden.

Wären Ganglienzellen vorhanden, so müßten sie doch wohl durch eine der angewandten Methoden darstellbar sein, sie würden sich bei der Durchsichtigkeit der Gewebe ohne Zweifel auch am frischen Material zu erkennen geben. Auf eine naheliegende Täuschung möchte ich hier aufmerksam machen: ihres Sarkoplasmareichtums wegen besitzen die kontraktile Wandzellen des Herzens noch eine beträchtliche Plasticität. Nicht selten trifft man daher nach der Präparation unter anderen Formen Zellen an, deren Hauptmasse sich kugelig zusammengeballt hat, während



der Rest in einen um das Mehrfache längeren feinen Fortsatz ausgezogen ist. Solche Gebilde können zuweilen auch noch bei mittlerer Vergrößerung Ganglienzellen sehr ähnlich werden. Kommt dann in das kugelig zusammengeballte, oft dunkler erscheinende Plasma einer der großen, hellen, bläschenförmigen Kerne mit dem dunklen Nucleolus zu liegen, dann wird die Täuschung eine frappante, und es bedarf der besten Systeme, um sie als solche zu erkennen.

Nervenfasern, deren autonome Erregbarkeit ENGELMANN (10, S. 546 ff.) wieder betont und als die Quelle spontaner Herzreize nicht ohne weiteres von der Hand gewiesen hat, waren in keinem Teile des Herzens zu finden.

Das Endergebnis unserer mikroskopischen Untersuchung des Salpen-Herzens stimmt mit denen früherer Autoren überein: RANSOM (31, S. 325 f.), VAN BENEDEN und JULIN (1, S. 321) und KNOLL (20, S. 17) haben ebenfalls vergeblich nach nervösen Elementen im Tunicaten-Herzen gesucht. Und so müssen wir mit der Sicherheit, die überhaupt ein negativer Befund auf rein empirischem Gebiet zuläßt, den Standpunkt vertreten, daß Ganglienzellen und Nervenfasern dem Salpen-Herzen fehlen, daß es die motorischen Reize ausschließlich im Stoffwechsel seiner sarkoplasmareichen Muskelzellen selbst entwickelt.

Dieser Schluß steht keineswegs isoliert da. In der Physiologie des Wirbeltierherzens hat sich bekanntlich die Ueberzeugung vom myogenen Ursprung der Herzthätigkeit immer mehr Bahn gebrochen. Zu dem Nachweis, daß notorisch ganglienfreie Abschnitte des Cirkulations-Systems spontan rhythmische Pulsationen des ganzen Herzens hervorrufen können (ENGELMANN, 9, S. 120, 134), zu dem älteren Nachweis BIEDERMANN's (2, S. 259 ff.), daß selbst Skelettmuskeln, durch Curare dem Einfluß des Nervensystems völlig entzogen, in bestimmten Salzlösungen tagelang „mit der Regelmäßigkeit eines schlagenden Herzens“ pulsieren, zu diesen und anderen von ENGELMANN (10) kritisch beleuchteten Beweisen für die rein muskuläre Natur der hier in Betracht kommenden rhythmischen Kontraktionsreize gesellt sich als ein neuer unser Befund am Herzen der Salpen.

Wie dieser relativ komplizierte und doch so wohl koordinierte, sich selbst regulierende Bewegungsmechanismus arbeitet, werden wir im folgenden weiter im einzelnen zu ergründen suchen.

### III. Die Ursachen des periodischen Stromrichtungswechsels im Tunicaten-Körper.

#### A. Der Kreislauf des Blutes.

Die Anordnung des Gefäßsystems im Tunicaten-Körper ist theoretisch und experimentell von verschiedenen Gesichtspunkten aus in die Erörterung über die Ursachen der periodischen Stromumkehr hereingezogen worden. Wir hatten früher gesehen, daß die Stromumkehr durch rein periphere Eingriffe bestimmt beeinflusst werden kann, ohne daß eine nervöse Leitung anzunehmen ist (Extirpation des Ganglions, S. 269 ff.); weiterer Schlußfolgerungen hatten wir uns enthalten. Unsere Aufgabe ist es jetzt zunächst, die Resultate zu prüfen, die in der Frage nach der Bedeutung des peripheren Gefäßsystems für den periodischen Stromrichtungswechsel des Blutes in der Litteratur niedergelegt sind.

Da zeigt sich, daß die Thatsachen, von denen man ausgeht, revisionsbedürftig sind, sobald man sich nicht auf die Ascidien beschränken will, sondern auch die Salpen mit in Betracht zieht. Die neuesten, speciell auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen sind die von VOGT und YUNG (38, S. 281 ff.). Die beiden Autoren unterscheiden:

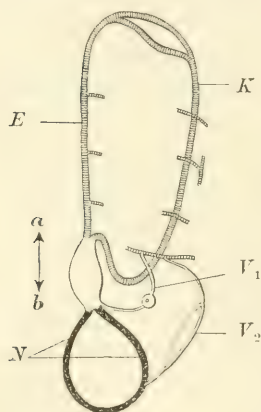


Fig. 2. Schema des Blutkreislaufes der Salpen nach den Angaben von VOGT und YUNG.

1) Einen Körperkreislauf, der vom vorderen Herzende ausgeht und ebenda endet: Die Summe der in der Kieme längsverlaufenden Hauptkanäle setzt den sog. Kiemenstrom (*K*) zusammen, der sich vorn in der Nähe des Ganglions gabelt. Die Gabeläste folgen der Flimmerschlinge und vereinigen sich auf der Bauchseite des Körpers zum Endostylstrom (*E*), der in das vordere Herzende mündet. Kiemen- und Endostylstrom kommunizieren vielfach miteinander

einerseits in Bahnen, die den Muskelreifen parallel laufen, andererseits mittels des übrigen, diffuseren Mantelgefäßnetzes.

2) Der Nucleolarkreislauf geht vom hinteren Herzende aus und endet ebenda. Die Hauptkanäle (*N*) gehen in das Lakunensystem des Eingeweideknäuels über.

3) Nucleolar- und Körperkreislauf kommunizieren in engen peripheren Verbindungsbahnen: einmal in der Eierstocks- resp. Stoloströmung ( $V_1$ ), die von den Kanälchen der letzten Muskelreifen sich abzweigt, die Eikammer resp. den Stolo versorgt und dann in das hintere Herzende eintritt. Eine zweite Verbindung der beiden Kreisläufe bewerkstelligen Endbäumchen die vom Nucleus und den Muskelreifen zur Egestionsöffnung treten ( $V_2$ ).

Diese Darstellung des Kreislaufs, die sich hauptsächlich auf Beobachtungen am lebenden Tier (*S. democr.-mucron.*) stützt, führt zu unvermeidlichen Schwierigkeiten, sobald man sich die Tätigkeit des Herzens vergegenwärtigt: Zieht sich das Herz in advisceraler Richtung (a—b) zusammen, so müßte es nach der geschilderten Anordnung der Kanäle und bei dem sicher erwiesenen Mangel einer Klappenvorrichtung (vergl. S. 241) sowohl vom Kiemen- als vom Endostylstrom her das Blut ansaugen, um es bei der nächsten gleichgerichteten Kontraktion zum Nucleus zu befördern. Nach dem Wechsel der Kontraktionsrichtung müßte das Blut umgekehrt sowohl im Kiemen- als im Endostylstrom vom Herzen weg in die vorderen Körperteile getrieben werden. Thatsächlich aber strömt es in diesen beiden Hauptkanälen stets in entgegengesetzter Richtung, wie VOGT und YUNG in Uebereinstimmung mit älteren Autoren, an *S. democratica-mucronata* beobachtet haben und ich für beide Generationen von *S. africana-maxima* und *Cyclosalpa pinnata* bestätigen kann. Und zwar fließt das Blut bei a b visceralen Pulsationen: im Kiemenstrom zum Herzen, im Endostylstrom vom Herzen weg; bei a d visceralen Pulsationen: im Kiemenstrom vom Herzen weg, im Endostylstrom zum Herzen hin.

Dieser bisher übersehene Widerspruch der anatomischen Darstellung mit der physiologischen Forderung veranlaßte mich zu einer erneuten Untersuchung der Gefäßverteilung an Injektionspräparaten. Mit einer PRAVAZ'schen Spritze wurde dem lebenden Herzen von *S. africana-maxima* und *Cyclosalpa* eine feine Aufschwemmung von Berliner Blau injiziert, die auch nach der Konservierung der Tiere in Formol, nach sofortiger Unterbindung des Stichkanals, die Gefäßverteilung gut zur Anschauung brachte. Die Abbildungen (Taf. IX, Fig. 1, 2 u. 7) geben den Verlauf der Hauptgefäße wieder, wie es sich bei schwachen Injektionen darstellt; stärkere Injektionen, die auch das periphere Kanalsystem füllen, sind — wo es auf die Hauptkanäle ankommt — unzumutbar,



da die Kapillaren die großen Kanäle oft so dicht umspinnen, daß ihr Verlauf undeutlich wird. Das übereinstimmende Resultat der Untersuchung, die sich auf zahlreiche Individuen beider Arten und Generationen erstreckte, ist, daß bei den Salpen der Kiemenkanal nicht vom vorderen (wie der Endostylkanal), sondern vom hinteren Herzende entspringt. Daraus erklärt sich, daß in beiden Kanälen das Blut stets in entgegengesetzter Richtung strömt. Es erklärt sich auch, warum VOGT und YUNG bei ihren Versuchen den Kiemenkanal zu injizieren, „eine Art Widerstand“ empfanden, „als existiere an der Herzmündung der Kiemengefäße ein Klappenapparat, dessen Existenz wir indessen nicht auf andere Weise nachweisen konnten“ (S. 281). Sie richteten eben ihre Kanüle nach dem der Kiemenkanalmündung gerade entgegengesetzten Herzende. Die VOGT-YUNG'sche Darstellung der Gefäßverteilung stützt sich hauptsächlich auf mikroskopische Beobachtung der kleinen, nicht injizierbaren *S. democratica-mucronata*; bei der vollständigen Durchsichtigkeit des Tieres, die Gefäßkonturen oft gar nicht hervortreten läßt, und bei der keineswegs einfachen Topographie der Herzregion ist der Irrtum der Autoren erklärlich.

Auch M. EDWARDS (28) ist in einen ähnlichen Irrtum verfallen, er läßt mit aller Deutlichkeit das Lakunennetz der Kieme in einem Gefäße sich sammeln, das in das vordere Herzende mündet. Dieses Gefäß übergeht er freilich ganz mit Stillschweigen in einer späteren Bemerkung (29, S. 94) über diese Partie des Kreislaufs der Salpen. Mein entgegengesetzter Befund einer hinteren Eimmündung der großen Kiemengefäße in das Herz ist nur eine Bestätigung zahlreicher älterer Angaben, die vielfach unberücksichtigt geblieben sind, zum Teil wohl, weil sie nebenbei manchen Irrtum enthalten: s. ESCHSCHOLTZ, 11, S. 738, Taf. V, Fig. 7. — QUOY und GAIMARD, 30, Taf. VI, Fig. 8. — SARS, 34 S. 66. — LEUCKART, 24, S. 44, Taf. I, Fig. 18. — CARUS, 5, Taf. XVIII, Fig. 31. — WAGNER, 39, S. 12. — TODARO, 36, S. 13, s. auch DELAGE und HÉROUARD 6, Taf. XXX, Fig. 2.

Auch über den Ursprung und die Hauptverzweigung der übrigen großen Blutkanäle gehen die Ansichten noch auseinander. TODARO (36) behauptet im Gegensatz zu seinen Vorgängern, daß der vom vorderen Herzende entspringende Hauptstamm sich nicht gabelig teilt, um sich im Mantel zu verzweigen, daß er vielmehr geradlinig zum vorderen Körperpol zieht. Meine Injektionen haben ergeben, daß gerade bei *S. afrie-maxima*, die TODARO im Auge hat, gleichzeitig sowohl eine Gabelteilung zur Mantel-Versorgung als auch eine geradlinige, mundwärts gerichtete Fortsetzung der



vorderen Hauptkanäle vorhanden ist (s. Taf. IX, Fig. 1). Da die Autoren bald nur das erstere, bald nur das letztere gesehen haben, da ferner diese anatomischen Verhältnisse im einzelnen variieren, so kam es zu widersprechenden, aber sich doch nicht gegenseitig ausschließenden Angaben.

TODARO spricht ferner kurzweg von einem einheitlichen, die Eingeweide und die Kiemen versorgenden Gefäßstamm, in den sich das hintere Herzende der Salpen fortsetzen soll (*tronco posteriore o splanchnico*). Er hat die für den Kreislauf nicht gleichgiltige Thatsache übersehen, daß ein selbständiges Viscerobrachialsystem und ein selbständiger Intestinalstamm vom hinteren Herzende ausgeht (s. Taf. IX, Fig. 1, 2, 3 u. 7). Dieser letztere schließt die Cirkulation im Nucleus an die übrigen großen Blutkanäle an, vollzieht also auf direktem Wege, was seine Anastomosen mit dem peripheren Mantelkanalsystem (die TODARO richtig beobachtet hat) nur indirekt bewerkstelligen.

Injiziert man auch die peripheren Kanäle und verfolgt man zur Kontrolle die Blutkörperchen auf ihrem Wege im lebenden Tiere, dann stellt sich der Kreislauf in der Salpe (Taf. IX, Fig. 3) folgendermaßen dar:

1) Bei abvisceralen Pulsationen dringt das Blut aus dem vorderen Herzende in die Hypobranchial- und die großen vorderen Mantelgefäße ein. Beide Gefäßgruppen sind schon nahe ihrem Ursprung aus dem Herzen durch Anastomosen verbunden (Taf. IX, Fig. 1 und 7 rechts), in anderen Fällen entspringen aber die Mantelgefäße überhaupt nicht selbständig aus dem Herzen, sondern gehen als starke Seitenäste von den Hypobranchialkanälen ab (Taf. IX, Fig. 2 und 7 links). Aus den Hypobranchial-Mantelgefäßen wird das Blut durch unzählige Seiten- und Endverzweigungen im ganzen präcardialen Körperabschnitt verteilt, es durchströmt in erster Linie das dichte Kanalnetz des Mantels und der Muskelbänder, versorgt die Ingestionsregion, die es in ringförmig verlaufenden Gefäßen umspinnt, und tritt auf diesem Wege auch in das Lakunensystem des Ganglions mit den Sinnesorganen und in das der Kieme ein. Ueberallhin anastomosierende, den Körper reifenartig umfassende Mantelkanäle leiten das Blut aus den ventral und nach vorn ziehenden Hauptstämmen auch in die dorsalen und hinteren Körperregionen. Der Teil des Blutes, der die Kieme durchspült hat, wird in den großen Kiemenkanälen direkt nach hinten befördert. Aus diesen Kiemenkanälen tritt das Blut teils unmittelbar von hinten her in das Herz zurück, teils durch die starken Visceralkanäle erst in den Nucleus ein, durchströmt ihn

und gelangt dann, stark venös geworden, durch die großen Intestinalstämme ebenfalls zum Herzen.

2) Bei *advisceralen* Pulsationen dringt das Blut aus dem hinteren Herzende a) durch die großen Intestinalkanäle in den Nucleus ein und wird von da durch ein reich verzweigtes Gefäßnetz — zum Teil auch unter Umgehung des Nucleus durch größere Kanäle direkt — in den Mantel, zunächst nur der hinteren Körperabschnitte, geführt. Ein Teil des Blutes, das den Nucleus durchflossen hat, strömt dann in den Visceralkanälen der Kieme zu. Ein anderer Teil dringt aus der hinteren Körperregion auf Umwegen in den allseitig ausstrahlenden Anastomosen des Mantels in die vorderen Körperregionen ein. Hier findet eine Vermischung statt mit dem Blute, das b) — ebenfalls aus dem hinteren Herzende, aber direkt durch den Branchio-visceral-Strunk — in die großen Kiemenkanäle ausgetrieben wurde. Dieses Blut durchströmt die Kieme, bespült, am vorderen Körperende angelangt, das Ganglion und die Sinnesorgane und gelangt von da in das allgemeine Kanalsystem des Mantels. Aus allen diesen Teilen strömt es in die großen tunicalen und hypobranchialen Sammelkanäle, um auf diesem Wege wieder zum Herzen zurückbefördert zu werden.

Bei denjenigen Salpen, deren Eingeweide nicht aufgekäuelt sind, ist die Blutverteilung die gleiche, man braucht im Vorhergehenden nur das Wort „Nucleus“ durch „Darm und Geschlechtsorgane“, die der Kieme parallel längsgestreckt sind, zu ersetzen. —

Während nach der VOGT-YUNG'schen Vorstellung der Kreislauf der Salpen unvermittelt neben dem der Ascidien stand, tritt nach der hier gegebenen Korrektur die nahe Verwandtschaft beider Klassen auch im Blutkreislauf wieder zu Tage. Wir können also das, was frühere Autoren über die Ursachen des Stromrichtungswechsels im Hinblick auf die Cirkulation der Ascidien gesagt haben, auch auf die Salpen ausdehnen. Zuvor ist es aber nötig, die prinzipielle Uebereinstimmung des Blutkreislaufes in beiden Gruppen durch einen Vergleich der Hauptkanäle und ihres Ursprungs vom Herzen darzuthun.

In der Benennung der Blutkanäle ist kein einheitliches Prinzip maßgebend gewesen. Ganz verfehlt ist die Nomenklatur LACAZE-DUTHIER's, der sowohl die aus dem hinteren als die aus dem vorderen Herzende austretenden Hauptkanäle als Aorten bezeichnet, also die einmal willkürlich zu Grunde gelegte Kontraktionsrichtung des Herzens nicht einmal konsequent beibehält (22, S. 531 ff.). Man sollte doch bei der anatomischen Bezeich-

nung der Blutkanäle bei den Tunicaten überhaupt nicht von Venen und Arterien reden.

Dagegen ist es zur ersten Orientierung gewiß nützlich, die Hauptstämme rein topographisch als Bauch- und Rückenkanäle zu unterscheiden, wie es MILNE-EDWARDS (27, S. 4ff.) gethan hat.

Aber von den früher häufigen Verwechselungen von Rücken- und Bauchseite der Salpen ganz abgesehen, die genannten topographischen Bezeichnungen sind auch in neuerer Zeit nicht einheitlich verwendet worden: während die einen unter Dorsalkanal den in der Kieme laufenden Hauptkanal der Salpen verstehen, geben andere, so TODARO (36), in Uebereinstimmung mit LEUCKART (24), einem Längskanal der dorsalen Mantelfläche diesen Namen. Die Bezeichnung „Ventralsinus“ ferner wird von ROULE (33) in zweifach verschiedenem Sinne angewandt.

Da man mit rein topographischen Namen nicht auskam, hat man einen Teil der Kanäle nach den Organen benannt, zwischen denen sie den Strom hin und her leiten (ROULE, 32, S. 115ff.). Das Mißliche dieses Verfahrens liegt darin, daß es schwerfällige Doppelnamen nötig macht, die sich außerdem bei einem Versuche, die Blutkanäle der Ascidien mit denen der Salpen in Parallele zu setzen, mehrfach als unzulänglich erweisen:

Es unterliegt keinem Zweifel, daß der große dorsale Kiemenkanal der Ascidien, der sinus viscéro-branchial ROULE's, dem Längskiemkanal der Salpen entspricht. Es wäre aber unstatthaft, ihn hier bei den Salpen als „viscéro-branchial“ zu bezeichnen, da er auch mit dem Herzen in direkter weiter Verbindung steht, demnach mit ebenso viel Recht cardio-branchial oder „branchio-cardiaque“ zu nennen wäre. Die letztere Bezeichnung reserviert aber ROULE dem Längskanal, der bei den Ascidien (und Salpen) der Bauchseite des Kiemenkorbes (resp. der Körperwand) entlang läuft.

Im Interesse einer einheitlichen Nomenklatur der Blutkanäle bei Ascidien und Salpen scheint es mir deshalb das Zweckmäßigste zu sein, die Hauptbahnen nicht nach den Organen, die sie verbinden, sondern, wie VOGT und YUNG teilweise gethan haben, nach dem einen Organ zu benennen, an das sie nach ihrem Abgang vom Herzen unmittelbar herantreten. Demnach bezeichne ich den in der ventralen Mittellinie des Körpers der Ascidien und Salpen verlaufenden Hauptkanal nicht wie ROULE als sin. branchio-cardiaque — denn dieser Name könnte auch dem dorsal davon gelegenen Kiemenkanal der Salpen zukommen — bezeichne ihn

vielmehr kurz als Hypobranchialkanal, da er in beiden Gruppen aus dem Herzen direkt an die Hypobranchialrinne tritt, die er bis zum vorderen Körperende begleitet. Die ROULE'sche Bezeichnung branchio-cardiaque ist auch deshalb fallen zu lassen, da dieser ventrale Hauptkanal gerade bei den Salpen (der Rückbildung ihrer Kiemen entsprechend) in seiner ganzen Länge vom Kiemenbalken völlig isoliert ist.

Die neu vorgeschlagenen einheitlichen Bezeichnungen der Hauptkanäle im Salpen- und Ascidienkörper sind im folgenden (links) den gleichbedeutenden, in der Ascidienlitteratur verstreuten Namen (rechts) gegenübergestellt. Das Folgende giebt also mit der Synonymik zugleich die wesentlichsten bisher noch lückenhaften Homologien des Cirkulationssystems der Salpen und Ascidien:

1) Canalis hypobranchialis resp. die ihm entsprechenden Parallelstämme. (Taf. IX, Fig. 3, <i>hbr. c.</i> )	{ grand sinus toracique ou ventral. (MILNE-EDWARDS, 27, S. 8.) aorte branchio-cardiaque. (LAC-DUTHIERS, 22, S. 561.) sinus ventral (im engeren Sinne), sinus branchio-cardiaque, sinus branchial inférieur ou ventral. (ROULE, 32, S. 124, 33, S. 97.) Bauchkanal, Endostylstrom. (VOGT und YUNG, 38, S. 313, 284 ob.) great dorsal branchial channel. (HANCOCK, 16, S. 322.)
2) Canalis intestinalis resp. die Gesamtheit der Intestinalkanäle ( <i>i. c.</i> )	{ aorte viscérale, vaisseau cardio-splanchnique. (LAC-DUTHIERS, 22, p. 539.) aorte cardio-stomacale, sinus cardio-viscéral. (ROULE, 32, S. 126, 33, S. 97.) Herzeingeweidekanal. (VOGT und YUNG, 38, S. 313.)
3) Canalis branchialis + canales viscerales ( <i>br. c.</i> + <i>v. c.</i> )	{ sinus dorsalis. (MILNE-EDWARDS, 27, S. 8.) sinus viscéro-branchial, sinus branchial supérieur ou dorsal. (ROULE, 32, S. 129.) Eingeweidekiemenkanal. (VOGT und YUNG, 38, S. 314.) great ventral branchial channel. (HANCOCK, 16, S. 322.)



ad 1. Als sinus ventral im weiteren Sinne bezeichnen ROULE (33, S. 97) und LAHILLE (23, S. 292) den Hauptteil des Kanalsystems, der als lokale Differenzierung das Herz entstehen läßt und dadurch in einen vorderen Abschnitt (unseren Can. hypobranchialis) und in einen hinteren Abschnitt (unseren Can. intestinalis) geteilt wird.

ad 2. Die für den Kreislauf wichtige Unterscheidung von Intestinal- und Visceralkanälen ist darin begründet, daß zwischen die Intestinalkanäle (direkt vom Herzen entspringend) und die Branchialkanäle das enge Lakunensystem der Eingeweide eingeschaltet ist, während die Visceralkanäle (bei den Ascidien ohne direkte Verbindung mit dem Herzen, bei den Salpen durch den Truncus branch.-visc. an das Herz angeschlossen) und die Branchialkanäle in weiter, direkter Kommunikation miteinander stehen.

ad 3. Dem Truncus branchio-visceralis der Salpen entspricht nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse kein ähnlicher kurzer Hauptkanal. Diese Verbindung der Branchio-visceralkanäle mit dem Herzen wird bei den Ascidien nur durch Eingeweidelakunen vermittelt.

Ein näherer Vergleich des Kreislaufs der Salpen nach unserer oben gegebenen Darstellung mit der des Ascidien-Kreislaufs von ROULE (l. c.) ergibt eine Uebereinstimmung beider Gruppen in allen Hauptpunkten.

In welchem Sinne ist nun der Blutkreislauf im Tunicaten-Körper zur Erklärung der periodischen Stromumkehr verwertet worden?

## **B. Bisherige Anschauungen über die Ursachen der Stromumkehr im Tunicaten-Körper<sup>1)</sup>.**

### **1. Der Nutzen der periodischen Strom-Umkehrungen und Roule's Folgerung.**

Wir besprechen hier zunächst einen Erklärungsversuch, der trotz mangelhafter Durchführung des Punktes, auf den er abzielt, doch Berücksichtigung verdient, weil er an sich wertvolle Daten enthält.

1) Die Annahme COSTA's, daß die Umkehr des Blutstroms durch eine abwechselnd in entgegengesetzter Richtung sich bewegendes Spiralklappe im Innern des Herzens bewerkstelligt werde, hat nur historisches Interesse. QUOY und GAIMARD (30, S. 112) sprechen von einer „Drehung des Herzens“, aber nicht, wie LEUCKART (24, S. 42) verstand, im Sinne einer Ursache des Stromrichtungs-Wechsels, sondern im Sinne der peristaltischen Zusammenziehungen, die auch VAN HASSELT (17, S. 80) irrtümlich als Spiraldrehungen aufgefaßt hatte.

ROULE (32) kommt auf Grund seiner Untersuchungen über den Kreislauf der *Ciona intestinalis* zu folgendem Schluß: Die Blutverbindung zwischen den Organen wird zum Teil zwar durch größere Blutkanäle, zum großen Teil aber auch durch ein zusammenhängendes, Kapillar-artiges Lakunennetz mit äußerst engen Maschen hergestellt. Das Blut verliert daher auf diesem Wege von einem Organ zum anderen mehr Sauerstoff, als wenn es ausschließlich in größeren Gefäßstämmen oder Lakunen flösse; die Organe am Ende der Bahn werden infolgedessen am spärlichsten mit Sauerstoff bedacht. Erst eine Umkehr des Blutstroms kann diesen Mangel wieder kompensieren, indem es den genannten Organen jetzt auf direktem Wege frisch durchatmetes Blut zuführt.

Auch für den Kreislauf der Salpen, wie er sich nach unseren Injektionen jetzt darstellt (s. Taf. IX, Fig. 3), ist offenbar die Stromumkehr für eine gleichwertige Blutversorgung der Organe von Wichtigkeit. Ein absolut bindender Beweis dafür würde freilich nur geliefert werden können durch vergleichende Analysen von Blut, das einer und derselben Körperregion, einmal bei abvisceralen, ein anderes Mal bei advisceralen Pulsationen entnommen wird. Aber die weitgehend kapillare Natur der gesamten Blutbahn fordert auch bei den Salpen zu Konsequenzen heraus, die man, solange Analysen fehlen, als erste Orientierungsversuche gewiß gelten lassen wird.

Das Herz soll zunächst in advisceraler Richtung schlagen: das Blut verläßt also das Herz in den blau gezeichneten Kanälen; es strömt außer durch den Nucleus auch durch die Kieme<sup>1)</sup> und nimmt hier reichlich Sauerstoff auf. Der O kommt direkt dem Gehirn mit den benachbarten Sinnen und der ganzen vorderen Mantelpartie zu gute. Dann sammelt sich das Blut allmählich in den roten Kanälen, auf seinem Wege dahin hat es schon viel O abgegeben: die vordere ventrale Mantelpartie erhält also relativ wenig O, das Blut tritt dann, immer venöser werdend, in das Herz zurück und bespült, schließlich stark venös, den Nucleus und die hintere Partie des Mantels.

---

1) Dem Mantel der Salpen, wie N. WAGNER es ohne weiteres thut, respiratorische Funktionen zuzuschreiben, ist ungerechtfertigt. Wir müssen in jedem Falle demjenigen Organ die Hauptrolle bei der Respiration zusprechen, bei dem der Gasaustausch mit spezifisch dieser Funktion angepaßten Mitteln und direkt, nicht wie im Mantel durch die kompakte Testa hindurch, stattfindet, wenn diese Cellulose sich überhaupt als durchlässig erweisen sollte.

Bei abvisceralen Pulsationen strömt dem Herzen direkt aus der Kieme frisch durchatmetes Blut zu, das dann in die rot gezeichneten Kanäle eintritt: Jetzt erhält also die vordere ventrale Partie des Mantels O-reiches Blut, während Gehirn, Sinne und vordere dorsale Mantelpartieen immer venöser werdendes Blut erhalten. Das Blut versorgt sich nun in der Kieme mit neuem O, und dieser kommt dann (Visceralkanäle) unmittelbar auch dem Nucleus und der hinteren Mantelregion zu gute, die beide vor der Wendung des Stromes stiefmütterlich bedacht worden waren.

Es ist ferner hervorzuheben, daß doch wohl auch im Tunicaten-Körper das Blut vom Darm resorbierte Nährstoffe aufnimmt, die dann unter dem Drucke der Herzpumpe allenthalben durch die Lakunenwand in die Gewebe transsudieren. Auch in diesem Punkte ist der Richtungswechsel der Herzkontraktionen von Bedeutung:

Bei abvisceralen Pulsationen bespült die Kieme ein relativ nahrungsarmes Blut, denn die Nährstoffe, die durch die Intestinkanäle dem Blutstrom zugeleitet und im Hypobranchialstrom weitergeführt werden, kommen in erster Linie den Mantelorganen zu gute.

Bei advisceralen Pulsationen dagegen strömt das nahrungsreiche Blut durch die Visceralkanäle direkt dem Kiemensystem zu.

Alle diese Verhältnisse lassen sich tabellarisch folgendermaßen zusammenstellen:

Bei abvisceralen Pulsationen ist	die Sauerstoff- versorgung	die Nährsaft- versorgung
1) i. d. antero-ventralen Mantel- region	stark	stark
2) in Gehirn, Sinnen u. antero- dorsaler Mantelregion	schwach	schwach
3) in der Kieme	—	schwach
4) im Nucleus und der hinteren Mantelregion	stark	—
Bei advisceralen Pulsationen		
1) i. d. antero-ventralen Mantel- region	schwach	schwach
2) im Gehirn etc.	stark	mittelstark
3) in der Kieme	—	stark
4) im Nucleus und der hinteren Mantelregion	schwach	—

Daß nach dem Vorstehenden die Gleichmäßigkeit der Sauerstoff- und Nährstoffverteilung im Körper nur eine Folge der Stromumkehr ist, scheint selbstverständlich. ROULE aber spitzt seine Erörterung dadurch zu einem kausalen Erklärungsversuch zu, daß er die Notwendigkeit einer gleichmäßigen Sauerstoffzufuhr und die sie bedingende Kapillarlakunäre Beschaffenheit der Blutbahn als unmittelbare Ursache, „cause directe“ der charakteristischen Herzthätigkeit der Tunicaten hinstellt.

Es ist kaum anzunehmen, daß hier lediglich eine grobe Verwechselung von Ursache und Wirkung vorliegt. Dem ROULE'schen Gedankengang liegt vielmehr die an sich zwar fruchtbare Anschauung zu Grunde, daß eine Organisation, wenn sie von Anfang an einen Nutzen für das Tier hat, im Wirkungsbereiche der natürlichen Zuchtwahl liegt, also im allgemeinen, den DARWIN'schen Prinzipien entsprechend, auf dem Wege der Selektion vervollkommenet werden kann. In unserem Falle würde dann — wenn wir den Gedanken einmal durchführen wollen — der Nutzen einer gleichmäßigen arteriellen Blutverteilung, von dessen erstem gelegentlichen Auftreten ab, zugleich als eine der Ursachen anzusehen sein, die eine Fixierung und extreme Weiterbildung der diesbezüglichen Kreislaufverhältnisse im Kampfe ums Dasein allmählich herbeigeführt haben.

Aber ROULE hat diese Idee so unbestimmt-skizzenhaft gegeben, daß sie wohl als Fragment einer angedeuteten phylogenetischen Hypothese, niemals aber auch nur als Versuch einer physiologischen Erklärung der Tunicaten-Herzthätigkeit, wie sie sich heute vor unseren Augen abspielt, gelten kann.

## 2. Periodische Blutdruck-Änderungen als Ursache des periodischen Stromrichtungs-Wechsels.

Der Entdecker des Richtungswechsels der Herzkontraktionen bei den Tunicaten hat sich auch die Frage nach den Ursachen dieser Erscheinung vorgelegt und glaubte sie in dem Widerstand gefunden zu haben, den die Blutkörperchen nach einer gewissen Zahl gleichgerichteter Pulsationen der Herzarbeit entgegenstellen (17, S. 80).

Auf den gleichen Gedanken ist später TODARO (36, S. 40) gekommen, er macht speciell die rete tendinea (s. S. 280 unten) für das periodische Stocken und Wenden des Stromes verantwortlich.



Vor TODARO hatte NIC. WAGNER (39, S. 10 ff.) auf Grund seines Studiums vor allem des peripheren Gefäßsystems der Tunicaten die Hypothese aufgestellt, daß Ueberfüllung der Kapillaren notwendig von Zeit zu Zeit eine Stromumkehr zur Folge habe.

Diese WAGNER'sche These ist später von LAHILLE (23, S. 290 ff.) ohne Kenntnis der Litteratur noch einmal aufgestellt und schärfer präcisiert worden. Wir müssen diese Anschauung trotz ihrer Schwäche eingehender berücksichtigen, da sie der letztgenannte Autor durch zahlreiche Experimente stützt, die weniger ihrer Tendenz als deswegen beachtenswert sind, weil sie einen der dunkelsten Punkte der Tunicaten-Herzthätigkeit zur Sprache bringen (s. S. 300 ff.). LAHILLE giebt folgendes Schema des Blutkreislaufs im Tunicaten-Körper:

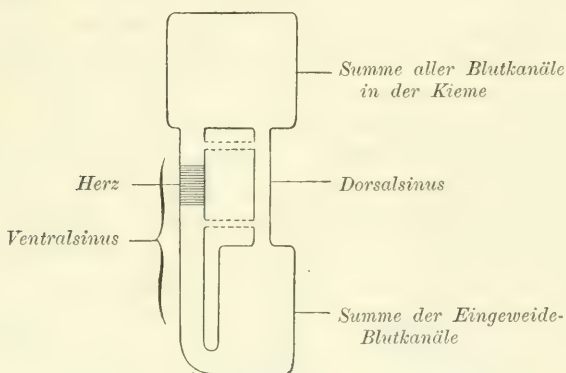


Fig. 3. Schema des Blutkreislaufs der Tunicaten nach LAHILLE.

Voraussetzung dabei ist, a) daß die im Schema punktiert angegebenen Verbindungsbahnen des dorsalen und ventralen Sinus für die zu demonstrierende Anschauung anatomisch und physiologisch unberücksichtigt bleiben können; b) daß die Summe der dorsalen Blutkanäle kleiner ist als die der ventralen; der Dorsalsinus ist enger als der ventrale, in dessen Wand das Herz sich differenziert hat. Diese Ungleichheit soll die notwendige und ausreichende Vorbedingung der periodischen Stromumkehr sein.

Wir wollen es auf sich beruhen lassen, daß die erste Voraussetzung in dieser allgemeinen Fassung, auf Grund unserer vorher gegebenen Darstellung des Kreislaufs der Salpen sehr angreifbar, und daß die zweite Voraussetzung nicht erwiesen ist. Wir wollen nur den Kernpunkt der

## A n s c h a u u n g LAHILLE's

herausgreifen: er besteht in folgendem: Bei abvisceralen Pulsationen treibt das Herz zur Kieme mehr Blut als gleichzeitig durch den Dorsalsinus abfließen kann. Infolgedessen entsteht ein Ueberdruck im Kiemensystem, dem schließlich das Herz nicht mehr gewachsen ist. Gleichzeitig entsteht im Eingeweidesystem, dem mehr Blut entzogen als zugeführt wird, ein Unterdruck. Beide Faktoren bedingen nach einer Zeit stetigen Anwachsens schließlich eine rückläufige, also adviscerale Blutströmung, da eine Flüssigkeit auf dem Weg des geringsten Widerstandes vom Orte höheren zum Orte niederen Druckes abfließt. So kommt eine periodische Stromumkehr mit mechanischer Notwendigkeit zustande.

Nehmen wir als richtig an, daß infolge ungenügenden Abflusses, im Innern des jeweilig arteriellen Lakunensystems der Blutdruck stetig wächst und nach allen Seiten hin, also auch in der Richtung zurück auf das Herz sich immer stärker geltend macht. Dann wird in dem Moment, in dem der Blutdruck des überfüllten Lakunensystems dem Gegendruck gleich wird, den das Herz durch seine Kontraktion ausüben kann, ein Stillstand der Herzbewegung eintreten. Mag nun auch infolge dieser Beeinträchtigung der Herzthätigkeit und unter der gleichzeitigen Wirkung des; Unterdruckes im dahinter liegenden Lakunensystem, lediglich nach den Gesetzen der Flüssigkeitsmechanik, eine rückläufige Blutströmung einsetzen, so ist damit doch keineswegs ein Grund für eine jetzt eintretende aktive Kontraktion des Herzens in entgegengesetzter Richtung nachgewiesen.

Ebenso wie er theoretisiert so experimentiert LAHILLE auch, als ob das Cirkulationssystem der Tunicaten ein rein mechanisches Pumpwerk wäre, vom Herzen als einer physiologisch indifferenten (23, S. 298) Triebfeder im Gang gehalten, in Rhythmus und Schlagrichtung aber ausschließlich abhängig vom Volumen der Behälter und von der Schnelligkeit und Quantität der Flüssigkeit, die in ihnen kreist.

Betrachten wir dagegen, ohne die Gesetze der Flüssigkeitsmechanik außer acht zu lassen, die vom Autor ganz beiseite geschobenen Eigenschaften des lebendigen Herzmuskels selbst, dann fällt beim ersten gelungenen Isolierungsversuch das physikalische Kartenhaus zusammen. Die Thatsache, daß ein völlig aus dem Körper herausgelöstes Herz regelmäßig ab- und adviscerale Pulsationen ausführt (S. 264 ff.) beweist, daß periodische Stromumkehrungen jedenfalls auch vom Herzen selbst eingeleitet werden.

Wenn demnach auch der Versuch, die Ursache der Stromumkehr ausschließlich im peripheren Lakunensystem zu lokalisieren, verfehlt ist, so ließen sich doch die

### Experimente und Beobachtungen LAHILLE's

zu Gunsten der Auffassung verwerthen, daß Blutdruckänderungen den Stromrichtungswechsel insofern mit bestimmen, als sie ihn je nach den Umständen verzögern oder beschleunigen.

Das einfachste und exakteste Mittel, den Einfluß des Blutdruckes auf die Herzthätigkeit zu prüfen, wäre eine Variierung dieses Druckes nach Einbinden einer Kanüle, deren flüssigen Inhalt man in verschieden abgestufter Weise auf das Innere des Kanalsystems wirken lassen kann. Leider ist diese Methode bei der Zartheit der Teile und der diffusen Verteilung der Lakunenträume, die an sich wandungslose Bindegewebsslücken darstellen, hier nicht anwendbar.

Erste Gruppe der von LAHILLE herangezogenen Thatsachen. Sie sollen folgende These beweisen: Je größer (resp. kleiner) die Hohlräume sind, in die das Herz Blut pumpt, um so längerer (resp. kürzerer) Zeit bedarf es, bis der Ueberdruck daselbst der Herzenergie äquivalent wird und dann eine Stromumkehr herbeiführt.

Beweis 1: Eine frisch eingefangene *Salpa africana maxima*, deren Körpermuskulatur in beständiger Thätigkeit war und dadurch die zum Kiemensystem gerechneten Mantelkanäle komprimierte, führte 4—8 adviscerale, aber nur 2—4 abviscerale, also kiemenwärts gerichtete Pulsationen aus. (Der Ueberdruck im komprimierten Kiemensystem wuchs schneller als im nicht komprimierten Eingeweidesystem.)

Beweis 2: Eine *Salpa africana maxima*, unter dem Einfluß von Kohlensäure oder nach 40-stündiger Gefangenschaft in ungewechseltem Wasser, führte weniger häufige Kontraktionen der Körpermuskeln aus. Das Kiemensystem wurde also weniger komprimiert, infolgedessen wuchs der Ueberdruck daselbst langsamer als vorher: die Pulsationsreihen verlängern sich.

Beweis 3: Nach Zusatz sauerstoffreichen Wassers gestalten sich die Verhältnisse wieder wie in Beweis 1.

Beweis 4: Die Zahl der gleichgerichteten Pulsationen bei Individuen von *Phallusia mammillata* wächst (der Ueberdruck im jeweilig arteriellen Lakunensystem steigt langsamer an), wenn das Tier, in ungewechseltem Wasser gehalten, weniger häufig seine Muskeln kontrahiert.

Beweis 5: Ein Druck mit der Pincette vor dem vorderen Herzende ruft Stromumkehr hervor.

Beweis 6 (observ. 7—9): Bei operativen Eingriffen beliebiger Art kontrahiert sich die ganze Muskulatur der Phallusien stark. Infolgedessen starke Kompression der Bluträume, schnelleres Anwachsen des Ueberdruckes, häufigerer Wechsel der Stromrichtung.

Zweite Gruppe von Thatsachen. Sie sollen folgende These beweisen: Bei schnellerem Rhythmus der Pulse wächst im jeweilig arteriellen Lakunensystem der stromumkehrende Ueberdruck schneller als bei langsamerer Pulsfolge. Schlägt also das Herz schneller, so tritt der Wechsel der Stromrichtung entsprechend häufiger ein.

Beweis 1 (observ. 6): *Phallusia mammillata*, in eine Nicotinelösung gebracht, wechselt häufiger als vorher die Kontraktionsrichtung. Gleichzeitig ist der „intervalle des contractions“ jetzt durchschnittlich 6, vorher betrug er 8. Nicotin ruft also Pulsfrequenz hervor, und diese letztere hat einen schnelleren Wechsel der Stromrichtung zur Folge.

Beweis 2 (observ. 11): LAHILLE sah das Herz einer frischen *Phallusia* seine Schläge verlangsamen, angestrengt arbeiten und dann einen Moment still stehen. Darauf schlug es in derselben Richtung weiter: Die forcierten Schläge und die folgende Pause genügten, den fast schon maximalen Ueberdruck im Lakunensystem zu vermindern, deshalb konnte das Herz in der alten Richtung weiter schlagen.

Dritte Gruppe von Thatsachen. Sie sollen folgende These beweisen: Nach einem Blutverlust muß, da die Quantität der Flüssigkeit im Kanalsystem abgenommen hat, der stromumkehrende Ueberdruck langsamer anwachsen, muß also der Wechsel der Stromrichtung seltener sein als vorher.

Beweis (in observ. 9): Bringt man einer *Phallusia* einen Blutverlust bei, so ist am folgenden Tage die Zahl der gleichgerichteten Pulsationen größer als vorher.

Vierte Gruppe von Thatsachen. Sie sind nach keiner Richtung diskutierfähig und werden nur der Vollständigkeit halber hier angereiht.

Observ. 10 beruht auf der Voraussetzung, daß die Zahl der Pulsationen in der Richtung auf den verletzten Körperabschnitt, im Vergleich mit den entgegengerichteten Pulsen nach der Operation geringer ist als vorher. Die eigenen Zahlen LAHILLE's erweisen diese Voraussetzung als Irrtum.

Noch willkürlicher als die in observ. 11 mitgeteilte Schlußfolgerung ist die in der

observ. 12: Der weniger kontraktile Abschnitt einer *Poly-cyclus*-Larve kann dem Vorhof eines Vertebratenherzens verglichen werden. Bei den Vertebraten ist der Vorhof nach der Seite des geringsten Widerstandes gerichtet. Daher ist auch der vorhofähn-



liche Abschnitt des genannten Larvenherzens dem Teil des Kanalsystems zugekehrt, in dem ein geringerer Druck herrscht, in diesem Falle also nach dem Visceralteil des Kanalsystems, wohin die größere Zahl der Pulse gerichtet ist. (!)

Die in den ersten drei Gruppen enthaltenen Beobachtungen LAHILLE's sind an sich im allgemeinen richtig, aber für die Thesen, die sie beweisen sollen, belanglos auf Grund folgender

### Erfahrungen.

a) Der Blutdruck-ändernde Einfluß der Muskelthätigkeit auf die Länge der einzelnen Pulsationsreihen ist äußerst zweifelhaft, denn an gleichzeitig frisch eingefangenen, gleich muskelthätigen Tieren sieht man hier die abvisceralen, dort die advisceralen Pulse überwiegen.

Andererseits sieht man an Tieren, deren Muskelthätigkeit eine ungleiche ist, bei den einen schwächer, bei den anderen stärker, doch in beiden Fällen die gleichen Pulsationsreihen überwiegen.

Trotzdem auf das Kanalsystem des Eingeweidesackes die Wirkung der in der Kiemenregion konzentrierten Körpermuskeln gleich oder fast gleich 0 sein soll (23, S. 293), lehrt doch die Erfahrung (auch die der LAHILLE'schen Experimente!), daß nicht nur die kiemenwärts gerichteten, sondern gleichzeitig auch die advisceralen Pulsationsreihen, auf die vermeintlichen Blutdruck-änderungen reagieren.

b) Die Mittel, die LAHILLE angewandt hat, um Druckänderungen im Lakunensystem in bestimmtem Sinne herbeizuführen, betreffen sicher nicht nur den Blutdruck (wenn sie ihn überhaupt betreffen), verändern vielmehr nach den verschiedensten Richtungen hin, zum Teil tiefgreifend, die Lebensbedingungen der Versuchstiere. Diese direkt herbeigeführten Veränderungen, die LAHILLE nicht berücksichtigt, haben, wie sich im einzelnen sicher nachweisen läßt, auch unabhängig vom Blutdruck eine kräftige Wirkung auf den Herzschlag:

Eine anhaltende Gefangenschaft der Tiere in stehendem Wasser hat, auch ohne daß die Muskelthätigkeit und damit eventuell der Druck im Lakunensystem verändert wird, eine Verlängerung der Pulsationsreihen zur Folge. Die früher mitgeteilten Beobachtungen (Tab. 21—23, S. 226 oben und S. 237 f.) an Tieren, deren Muskelthätigkeit zu den verschiedenen Beobachtungszeiten sich unverändert zeigte, belegen das.

Jede Alteration des Herzens, eine geringfügige Dehnung oder ein Druck auf die Nachbarteile beeinflusst, oft stark, die Herzthätigkeit, wie jeder erfährt, der mit Tunicaten experimentiert. LAHILLE hat hier die direkte Reizwirkung auf das Herz und die etwaigen Folgen einer Blutdrucksteigerung nicht auseinandergehalten.

Das Nicotin erhöht an sich schon, wie die früher mitgeteilten Versuche beweisen, die Häufigkeit der Stromumkehrungen, indem es die Reihenlänge verkürzt. An eine Abhängigkeit der Pulsationsreihen-Länge von der Pulsfrequenz ist im Sinne LAHILLE's um so weniger zu denken, als unsere Experimente, wie die Tabellen S. 254ff. lehren, gerade eine Verlangsamung der Schlagfolge mit größerer Häufigkeit der Stromumkehrungen bei Nicotinvergiftung nachgewiesen haben, also gerade das Gegenteil der LAHILLE'schen Voraussetzung.

c) Um den Einfluß des Blutdruckes auf die Strom-Umkehrungen einwandfrei prüfen zu können, ist es nach dem Vorhergehenden notwendig, die Beobachtungen von der Muskelthätigkeit des Tieres und von dem irreführenden Einfluß der bisher sorglos eingeführten Hilfsfaktoren möglichst unabhängig zu machen. Eine Verringerung oder Erhöhung des Blutdruckes wird demnach am besten durch Oeffnen resp. Komprimieren der Gefäße in weiter Entfernung vom Herzen und am unversehrten Tiere vorgenommen. Die Beobachtung soll ferner nicht, wie es geschah, stundenlang unterbrochen, die Muskelthätigkeit des Tieres, wenn möglich, unverändert erhalten werden.

Die beim Versuch unumgängliche Verletzung des Körpers ist gewiß ein Faktor, der auch seinerseits, d. h. unabhängig vom Blutdruck, den Herzschlag beeinflussen könnte, obgleich man sich bei dem erwiesenen Mangel einer direkt nervösen Beeinflussung des Herzens kein klares Bild von diesem Vorgang machen kann. Doch wird im folgenden die eventuell störende Wirkung der Verletzung dadurch aufgehoben, daß es sich in beiden einander ergänzenden Versuchen um eine Verletzung (Schnittverwundung resp. Quetschung) der gleichen Körperteile handelt.

Versuch 1), auf eine Verringerung des Blutdruckes im Lakunensystem abzielend, wurde früher (S. 273) in anderem Zusammenhang mitgeteilt. Er zeigt, daß eine Oeffnung der Blutkanäle des vorderen Körperendes (durch scharfes Abschneiden der Ingestionsregion), die einen Bluterguß herbeiführte, eine Verkürzung der Pulsationsreihen, also eine erhöhte Frequenz der

Stromumkehrungen zur Folge hatte (die Kontraktionen der Muskelreifen im Moment des Eingriffs und nach dem Eingriff waren nicht größer und häufiger als vorher).

Versuch 2: Um eine Erhöhung des Blutdruckes zu bewirken, wurde die Ingestionsregion an derselben Stelle, wo sie im ersten Versuch durchschnitten wurde, mit einem Seidenfaden fest eingeschnürt. Infolgedessen sind jetzt die Blutkanäle rings in der Nachbarschaft der Ligatur stark komprimiert. Tab. 37 zeigt die Wirkung auf den Herzschlag. Der Seidenfaden war schon vor der Beobachtung lose um die Ingestionsgegend gelegt worden und konnte daher schnell, und ohne das Tier anderweitig zu reizen, zugezogen werden.

Tab. 37 a.

*Cyclosalpa pinnata* (gen. cat.), 6 cm lang, unversehrtes Tier, bei 26° C.

Tab. 37 b.

Dasselbe Tier gleich nach Umschnürung des Körpers ca.  $\frac{1}{2}$  cm vor dem Ganglion. Kein Blutverlust, sondern Kompression der Kanäle im Umkreis der Ligatur.

Tab. 37 a.

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
32	51	23	44
30	48	24	46
31	50	24	44
29	48	21	40

Tab. 37 b.

Abv.		Adv.	
Zahl	Zeit in Sek.	Zahl	Zeit in Sek.
38	58	28	54
50	90	35	61
50	83	36	60
48	73	34	60

Wie man sieht, tritt sofort eine entschiedene Verlängerung der Pulsationsreihen ein, die Frequenz der Stromumkehrungen sinkt.

Wenn sich auch aus diesen Versuchen eine Abhängigkeit der Stromumkehr von Blutdruck-Änderungen (und zwar im entgegengesetzten Sinne, als LAHILLE beweisen wollte) ergibt, so muß doch bedacht werden, daß — von individuellen Variationen ganz abgesehen — starke Schwankungen der Reihenlänge auch spontan eintreten, entweder ganz unvermittelt und ohne daß Kontraktionen des Tieres etwaige Blutdruck-Änderungen herbeigeführt hätten, oder langsam mit der

Zeit sich ausbildend, ebenfalls ohne daß gleichzeitige Blutdruck-Änderungen anzunehmen sind. Die Frage, mit welchen Mitteln der Tunicaten-Organismus die Frequenz des Stromrichtungswechsels bestimmt, können wir vorläufig nicht beantworten.

Somit kommen wir zu dem Endresultat, daß Blutdruck-änderungen (und andere Faktoren, deren Wirkungsweise im einzelnen ebenfalls noch dunkel ist) die Stromumkehrungen von verschiedenen Seiten beeinflussen können, wenn sie auch nicht — wie von verschiedenen Seiten zu beweisen versucht wurde — die ausschlaggebende Ursache des periodischen Stromrichtungswechsels im Tunicaten-Körper darstellen.

### C. Versuch einer Analyse.

Eine summarische Behandlung der Frage nach den Ursachen des Stromrichtungs-Wechsels im Tunicaten-Körper, wie sie die vorher besprochenen Theorien und Experimente versuchten, hat, wie wir sahen, nicht zum Ziele geführt. Wir müssen das Problem zunächst zerlegen, um später eine einheitliche Vorstellung vom Zustandekommen des periodischen Stromrichtungs-Wechsels anstreben zu können.

Der Wechsel in der Kontraktionsrichtung des Herzens setzt sich aus folgenden Faktoren zusammen: Sistierung der Peristaltik, Wechsellpause, Eintritt der Antiperistaltik.

Jede dieser drei Erscheinungen kann auf dreierlei verschiedene Weise zustande kommen: Entweder durch Veränderungen in der Erzeugung der spontanen Reize, oder durch Veränderungen der Erregbarkeit der Muskelfasern, oder endlich durch Veränderungen des Leistungsvermögens für den motorischen Reiz.

Es kann demnach die Sistierung der Peristaltik hervorgerufen sein:

- a) durch eine Ermattung der Reizquelle, die vorübergehend bis zum vollständigen Aufhören der Reizerzeugung führen kann;
- b) durch eine Herabsetzung oder Aufhebung der Erregbarkeit des Herzendes;
- c) durch eine Herabsetzung oder Aufhebung der Leistfähigkeit für den motorischen Reiz.

Die Wechsellpause kann folgenden Umständen ihre Entstehung verdanken:



a) Das Reizcentrum A<sup>1)</sup> ist schon ermattet, ehe am entgegengesetzten Herzende das Centrum B sich erholt hat (und umgekehrt).

b) Die Erregbarkeit des Herzendes A ist schon erloschen, bevor sie am Herzende B wieder hergestellt ist (und umgekehrt).

c) Es ist — unabhängig von einer später zu würdigenden refraktären Phase im Gefolge der letzten peristaltischen Welle und der antiperistaltischen Zuckung — das physiologische Leistungsvermögen der Herzmuskeln vorübergehend erloschen.

d) Es muß aber auch in Betracht gezogen werden, daß möglicherweise das Reizcentrum A an seiner Bethätigung durch die letzte von B kommende Welle eine Zeitlang behindert wird. Wie sich auf Grund dessen eine Wechsellause herausbilden würde, braucht hier zunächst nicht verfolgt zu werden.

Der Eintritt der Antiperistaltik kann hervorgerufen sein:

a) durch eine neue Kräftigung der betreffenden Reizquelle;

b) durch eine Wiederherstellung des physiologischen Leistungsvermögens. —

Es wäre vielleicht nicht schwer, aus diesen Faktoren sich eine oder auch mehrere Theorien über den Stromrichtungs-Wechsel im Tunicaten-Körper zurecht zu kombinieren. Unsere Aufgabe aber wird es sein, experimentell und auf Grund der Beobachtungen am unverletzten Tiere zu entscheiden, welche der angeführten möglichen Fälle als den thatsächlichen Verhältnissen entsprechend weiter verwertbar sind.

# 1) Verhalten des Reizcentrums A während der Thätigkeit des entgegengesetzten Centrums B<sup>1)</sup>.

Für diejenigen Fälle, in denen die früher (S. 245 ff.) beschriebene antiperistaltische Zuckung auftrat, ist zwar der Beweis geliefert, daß während der Peristaltik die Reizerzeugung zur Antiperistaltik nicht sistiert. Das ermattete oder absterbende Herz

---

1) Es ist zwar früher (S. 275 f.) nachgewiesen worden, daß jeder Abschnitt des Herzens in stande ist, spontan rhythmische Kontraktionsreize zu erzeugen. Aber aus Gründen, die später (S. 315 ff.) erörtert werden sollen, wird am intakten Tiere nur an den beiden Herzenden von dieser Fähigkeit Gebrauch gemacht. In diesem Sinne ist es zu verstehen, wenn im Folgenden von einem wirksamen Reizcentrum A und einem ebensolchen Centrum B gesprochen wird.

zeigte ferner klar, wie die antiperistaltische Zuckung über die Peristaltik ganz allmählich die Herrschaft gewinnen kann und schließlich bis zum Eintritt der nächsten Wechselfase allein fort-dauert. Aber es verdient doch hervorgehoben zu werden, daß antiperistaltische Erscheinungen während der Peristaltik nicht überall zu sehen sind. Ist in den Fällen, wo die antiperistaltische Zuckung nicht nachweisbar ist, die antiperistaltische Reizquelle an sich unfähig, thätig zu sein?

Zur Entscheidung dieser Frage ist eine Beobachtung des einen Herzendes unter Ausschluß jeglichen Einflusses vom anderen Herzende her notwendig.

Trennt man einer Salpe, deren Herz keine antiperistaltischen Erscheinungen während der Peristaltik zeigt, das viscerele Ende vom übrigen Herzen ab, so tritt zunächst Stillstand des Herzens ein. Ist diese direkte Reizwirkung des Schnittes vorüber, so nimmt das intakt gebliebene hypobranchiale Herzende seine Thätigkeit wieder auf, es folgen sich, anfangs schneller und kräftiger, später langsamer und schwächer zahlreiche ausschließlich gleich gerichtete (hier adviscerale) Pulsationen. Schwankte die Zahl dieser Schläge unmittelbar vor der Operation zwischen 20 und 3 pro Periode, so folgen sich jetzt bis zum Tode des Herzens über 100, zuweilen weit über 1000 Schläge in rein advisceraler Richtung, ohne daß Pausen einträten, in denen die Herzthätigkeit zu Gunsten einer etwaigen Antiperistaltik erlöschte.

Daß diese Pulsationen nicht auf eine erst durch den Eingriff hervorgerufene Veränderung des beobachteten Reizcentrums zurückzuführen sind, beweisen — abgesehen von dem unmittelbar nach der Operation eintretenden Herzstillstand, der als diese direkte Reizwirkung des Schnittes anzusehen ist — die nachher mitzuteilenden Versuche, in denen die gleichgerichteten Pulsationen stundenlang und mit einer Regelmäßigkeit sich folgen, die jeden Verdacht auf eine direkte Nachwirkung der Verletzung selbst ausschließt.

Mehrfach wiederholte Experimente haben gezeigt, daß dieselben Erscheinungen, die am Herzende A bei Ausschaltung von B zu beobachten sind, auch am Herzende B auftreten, wenn A ausgeschaltet wird.

Damit ist erwiesen, daß jedes Herzende an und für sich imstande ist, eine viel größere Reihe von Pulsationen auszuführen, als es thatsächlich ausführt, wenn beide Herzenden, in ihrem natürlichen Zusammenhang belassen, sich gegenseitig beeinflussen.

Wenn also am intakten Herzen das eine Ende nach einer bestimmten Anzahl von Schlägen die Peristaltik einstellt, um der Antiperistaltik zu weichen, so ist doch seine Reizquelle noch nicht versiegt, sie wird vielmehr durch die Thätigkeit des entgegengesetzten Herzendes entweder ganz oder (antiperistaltische Zuckung) zum größten Teil nur verhindert wirksam zu Tage zu treten.

Ferner zeigen die Experimente noch, daß während der Aktivität des einen Herzendes am entgegengesetzten Herzende auch die Erregbarkeit und das Leitungsvermögen in einer der herrschenden entgegengesetzten Kontraktionsrichtung nicht verloren geht, sondern nur latent bleibt.

Was ist dann aber der Grund dieser abwechselnden Unterdrückung des einen Herzendes durch die Thätigkeit des anderen?

Eine absolute einseitige Steigerung der physiologischen Leistungsfähigkeit am Ende jeder Reihe kann nicht der Grund sein, sie müßte ja mit jeder Umkehr des Blutstroms immer stärker werden und schließlich ins Unendliche wachsen. Es fragt sich daher nur, ob eine abwechselnd eintretende und später wieder sich ausgleichende Herabsetzung der Reizerzeugung, oder der Erregbarkeit oder des physiologischen Leitungsvermögens dem jeweilig kräftigeren Herzende es möglich macht, die Thätigkeit des anderen Herzendes zu unterdrücken. Wie das im einzelnen geschieht, ist eine Frage, die später zu besprechen wäre.

Eine Herabsetzung jedes einzelnen der genannten drei Faktoren muß (wenn wir nicht die gezwungene Annahme machen wollen, daß eine gleichzeitige Steigerung eines anderen der drei Faktoren den Effekt wieder aufhebt) eine Abnahme der Pulsfrequenz herbeiführen. Es ist demnach festzustellen: Tritt gegen Ende einer Pulsationsreihe am unverletzten Herzen oder in den überzähligen Pulsationen nach Abtrennung des einen Herzendes eine Verlangsamung der Herzschläge ein?

Eine Verlangsamung der Herzschläge am Ende der Pulsationsreihe konnte am unverletzten Tiere zwar häufig, aber durchaus nicht immer mit Sicherheit festgestellt werden.

Deshalb ist auch hier eine experimentelle Inangriffnahme der Frage erwünscht, denn dann lassen sich durch Ausschaltung der antiperistaltischen Reize in der dadurch künstlich verlängerten Peristaltik etwaige Verlangsamungen sicherer und bequemer nachweisen.

Dabei ist freilich äußerste Schonung des Herzens Vorbedingung, Statt zu schneiden legt man am besten mit einer krummen Nadel einen Seidenfaden um das in situ befindliche Herz, schneidet (um jeden Druck durch Nachbarteile zu vermeiden) dem Faden seinen Weg im Körper bis zur Oberfläche des Herzens vor und zieht dann die Schlinge fest zu. So vermeidet man ein Oeffnen des Herzens und einen Bluterguß. Hat man auf diese Weise das eine Herzende abgeschnürt, so tritt sofort ein meist langer und vollständiger Stillstand ein. Wenn sich das Herz aber erholt hat, schlägt es viele Stunden weiter, und zwar stets nur in der Richtung nach der Abschnürungsstelle. Ich habe über 1700 Schläge ununterbrochen beobachtet, ohne jemals auch nur einen Ansatz zu einer Antiperistaltik zu bemerken. Hier interessieren uns in erster Linie die Schwankungen der Pulsfrequenz, die jetzt zu Tage treten.

Bei allen abgeschnürten Herzen, die ich auf diesen Punkt hin untersuchte, war ausnahmslos eine bald mehr bald minder regelmäßige aber stets unverkennbare

### Periodicität der gleich gerichteten Pulsationen

zu beobachten: es wechselten langsamere und schnellere Reihen miteinander ab. Diese Periodicität läßt sich am kürzesten und schärfsten graphisch wiedergeben.

In den Figuren I—III auf Taf. XI sind die miteinander abwechselnden langsamen und schnelleren Pulsationsreihen der unterbundenen Herzen dargestellt. Auf der Ordinatenachse ist die Zahl der Pulse, auf der Abscissenachse die Zeit in Sek. abgetragen.

Die Zählung der Sekunden beginnt immer am Anfang jeder Reihe von neuem: Die Zahlen oberhalb der Abscissen geben also direkt die Sekunden an, die während einer einzelnen Pulsationsreihe verstrichen.

Die Figur giebt demnach vergleichenden Aufschluß:

1) über die Zahl der Pulse einer Reihe (= der Höhe der Ordinate),

2) über die Dauer einer Pulsationsreihe (= der Länge der Abscisse).

3) Wenn das Verhältnis von Schlagzahl und Zeit in jeder Reihe dasselbe bliebe, dann wäre der Winkel  $\alpha$  dessen Tang. dieses Verhältnis darstellt, stets der gleiche, d. h. die Pulslinien müßten parallel laufen. Je mehr sich das genannte Verhältnis ändert, desto weniger parallel werden die Pulslinien. Der Unterschied ihrer Steilheit giebt also ein direktes Bild der Frequenz-Schwankungen.

In Fig. I sind die abvisceralen Pulsationen eines am hypo-branchialen Ende umschnürten Herzens von *Salpa africana-maxima*



(gen. cat.),  $\frac{3}{4}$  Stunde nach dem Eingriff, dargestellt. Die Pulsationen waren schwach, keine tiefen Einschnürungen der ventralen Herzwand, nur wellenartige Bewegungen liefen vom Visceralende des Herzens zur Ligatur.

Dieselben Erscheinungen sind auch am Herzen von *Cyclosalpa pinnata* zu beobachten: s. Fig. II (Solitärtier, 4 Stunden nach dem Eingriff).

Um dasselbe, was bisher nur für das Visceralende des Herzens festgestellt wurde, auch für das entgegengesetzte Reizcentrum am Hypobranchialende zu illustrieren, dient Fig. III. Hier ist die Thätigkeit eines am visceralen Ende abgeschnürten Herzens von *Cyclosalpa pinnata* (gen. sol.), 5 Stunden nach der Operation, dargestellt. Das Herz dieses Tieres zeigte nahe seinem Hypobranchialende eine Ruhefalte. Die Pulsationen bestanden darin, daß sich diese Ruhefalte rhythmisch vertiefte zu einer kräftigen Einschnürung der ventralen Herzwand, in deren Bereich die Muskulatur ihr welliges, silberweißes Kontraktionsaussehen annimmt. Die Kontraktion hält deutlich einen Moment in maximaler Größe an und verstreicht dann schnell.

Die Periodicität jedes der beiden physiologisch isolierten Herzensenden, die im Vorhergehenden festgestellt wurde, ist noch näher zu charakterisieren: die langsamen und die schnellen Pulsationsreihen sind nicht nur durch den Gesamtrhythmus ihrer Pulse unterschieden, auch innerhalb der beiderlei Pulsationsreihen ändert sich vielmehr der Rhythmus der Pulse in bemerkenswert verschiedener Weise, auch in der Kraft der Einzelkontraktionen treten Verschiedenheiten zu Tage.

Der Anfang der schnelleren Pulse ist meist schon mit bloßem Auge erkennbar, er hebt sich durch die Gleichmäßigkeit seines schnelleren Tempos vom Ende der weniger gleichmäßigen langsamen Pulsationsreihe deutlich ab. In einem Falle wurde das Ende der langsamen Pulsationsreihe regelmäßig dadurch angezeigt, daß zwei Pulsationen sich auffallend schnell folgten, wie es innerhalb einer Periode sonst nie zu beobachten war. Für die Frage der Frequenzschwankungen innerhalb der Reihe sind natürlich nur diese Fälle einer scharfen Trennung der beiderlei Pulsfolgen verwertbar.

Gegen Ende der schnelleren Reihe ist eine minimale Verlangsamung der Pulsfolge wahrzunehmen, die ohne besondere zeitmessende Vorrichtungen zahlenmäßig nicht auszudrücken und nur dem Geübteren sichtbar ist, dann aber so regelmäßig auftritt, daß

man auch ohne Kenntnis der Periodenlänge das Ende der Reihe vorhersagen kann. Das Ende der Reihe ist trotz dieser Verlangsamung scharf abgeschnitten. Die letzte Kontraktion entsteht und läuft ebenso schnell ab wie die vorhergehenden. Jener resultatlose Ansatz zu einer letzten gleich gerichteten Kontraktion, wie sie sich am intakten Herzen in einer Dauerkontraktion des bisher venösen Herzendes am Ende der Reihe ausspricht (S. 242, 248), fehlte stets in den Fällen, wo auf diesen Punkt geachtet wurde.

Das Tempo der langsamen Pulse zeigte gerade das umgekehrte Verhalten wie das der schnelleren Reihe: ihre Frequenz ist am Anfang der Reihe am kleinsten, dann steigt sie stetig bis zum Ende der Reihe an. Die Regelmäßigkeit dieses Verhaltens ist bemerkenswert:

Tab. 38

zeigt die Zunahme der Frequenz innerhalb jeder der langsamen Pulsationsreihen (I—V), die (mit schnelleren Reihen abwechselnd) vom isolierten Hypobranchialende des Herzens einer *Cyclosalpa pinnata* (sol.) ausgingen.

	I.			II.			III.			IV.			V.				
Zahl d. Schläge	10	10	9	10	10	10	6	10	10	7	10	10	10	5	10	10	3
die erforderliche Zeit in Sek.	78	57	24	77	43	39	14	82	37	24	77	40	40	14	77	53	9

Auch in der Stärke der Kontraktionen traten bei diesem besonders günstigen Objekt konstante Unterschiede der beiderlei Pulsationen hervor. Während in der schnelleren Reihe die Pulsationen stets sich gleich blieben, den Umständen entsprechend maximal zu nennen sind, sind in den ersten langsamen Pulsen die Kontraktionen beträchtlich schwächer, sie gehen dementsprechend auch schneller vorüber und erst allmählich nehmen sie mit der Frequenz auch an Kraft und Dauer zu. Eine Dauerkontraktion des Herzteiles, an dem die letzte Kontraktion einer Reihe endet (am intakten Herzen stets zu beobachten, s. S. 247), ist am umschnürten Herzen nicht vorhanden.

Die regelmäßige Periodicität der gleich gerichteten Pulsationen am umschnürten Herzen, die sich sowohl in der Frequenz als in der Stärke und Dauer der Kontraktionen ausspricht, und die früher am intakten Herzen beschriebenen antiperistaltischen Erscheinungen, berechtigen zu folgendem Schluß: Die schnelleren Pulsationen des am visceralen (resp. am hypobranchialen)

Ende umschnürten Herzens sind den normalen ad-visceralen (resp. den abvisceralen) Pulsationsreihen des intakten Herzens gleichzusetzen. Die langsamen Pulsationen des umschnürten Herzens entsprechen zeitlich am intakten Herzen der Ruhe des arteriellen Herzendes während der ausschlaggebenden Thätigkeit des entgegengesetzten Reizcentrums am venösen Ostium.

Die langsameren Pulsationsfolgen des umschnürten Herzens sind demnach das Aequivalent der antiperistaltischen Zuckungen am intakten Tier. Dem widerspricht es nicht, daß am normalen Herzen die antiperistaltischen Erscheinungen zuweilen überhaupt nicht, zuweilen in ihrem Rhythmus von dem der Peristaltik abhängig gefunden werden. Die herrschende Peristaltik, in den Umschnürungsversuchen einseitig ausgeschaltet, kann im intakten Organ die antiperistaltischen Erscheinungen unter Umständen ganz zurückdrängen, unter Umständen aber wohl auch befördern: „Es macht den Eindruck, als ob dieser Erfolg (der Peristaltik) auf dem mechanischen Wegräumen schädlicher Bedingungen durch die Kontraktion, also auf einer Art physiologischer Massage beruhe. Vermutlich hat dieser positive, günstige Einfluß immer statt und wird nur durch die gleichzeitig anwesenden negativen, ermüdenden Wirkungen der Kontraktion mehr oder weniger verdeckt oder selbst überkompensiert“ (ENGELMANN, 9, S. 148). In unserem Falle würde sich der wohlthätige Einfluß der Herzthätigkeit selbst, wo er zu Tage tritt, schon bei schwacher Kontraktion, also schon im nächsten Umkreise des maximal kontrahierten Teiles der fortschreitenden peristaltischen Welle bemerkbar machen.

Die zeitmessenden Abschnürungsversuche ergeben, daß bei dem jedesmaligen Wechsel der Kontraktionsrichtung beide Herzen Veränderungen erfahren: sie zeigen einerseits eine Herabsetzung der Leistungsfähigkeit am bisher venösen Herzende, andererseits eine Steigerung der Leistungsfähigkeit des arteriellen Herzendes zur Zeit der Wechsellause.

Um zu ermitteln, wie das Zusammenwirken dieser abwechselnden re- und progressiven Veränderungen eine Wechsellause und eine Koordination der Bewegungen, d. h. eine reinliche Trennung von Peristaltik und Antiperistaltik herbeiführen kann, ist zu entscheiden, welcher der früher genannten 3 Faktoren, ob die Reizerzeugung, ob die Erregbarkeit oder ob das Leitungsvermögen für



den Reiz, an beiden Herzenden alternierend, periodisch herabgesetzt und gesteigert wird.

## 2. Das Leitungsvermögen

der Herz-Muskelfasern für den motorischen Reiz erfährt im Verlaufe jeder zusammengesetzten Periode Veränderungen, die sich schon dem bloßen Auge zu erkennen geben. Die peristaltische Welle läuft merklich langsamer ab um die Zeit der Wechselepase, am Ende jeder Pulsationsreihe zeigte das Herz von *Cyclosalpa pinnata* eine starke Verlangsamung des Kontraktionsverlaufes (S. 242, 307/308). Ferner lehrte die Beobachtung des normalen Herzschlages, daß — unabhängig von einer antiperistaltischen Zuckung — die letzte Welle jeder Pulsationsreihe am arteriellen Herzende nicht wie die vorhergehenden schnell verstreicht, sondern eine Zeitlang blockiert wird (S. 247), daß ferner die ersten Wellen einer Pulsationsreihe, auch wenn keine antiperistaltische Zuckung auftritt, oft nicht bis zum arteriellen Herzende vordringen (S. 247 oben). Diese Beobachtungen lehren, daß beim Nahen der Wechselepase, unter Umständen über ihre Dauer hinaus, das physiologische Leitungsvermögen der Herzmuskulatur herabgesetzt ist.

## 3. Die Erregbarkeit

des Herzendes und ihre Schwankungen wurden mit Hilfe elektrischer Reizung (DUBOIS-REYMOND's Schlitten-Induktorium) geprüft. Ueber die Reizung des Salpen-Herzens mit Wechselströmen sagt RANSOM: „Not only did the current not produce inhibition of the beats, but I was unable to observe any such change in the direction of the rhythmical contractions as was described by DEW-SMITH. The uncertainty however of the exact course of the current in this method of procedure diminishes the value of negative results“ (31, S. 326). Die Schwierigkeit liegt thatsächlich in der richtigen Wahl der Stromstärke und der Elektroden. Das Salpen-Herz kann nur in situ, während das Tier sich in seinem natürlichen Element befindet, untersucht werden. Wechselströme, die vor dem Eintauchen der Elektroden in Wasser so stark wirkten, daß die Funken sprangen und die Schläge schmerzten, waren ohne jede sichtbare Wirkung, sobald man die Elektrodenenden unter Wasser berührte. Um einen Reiz auf das Herz im Wasser auszuüben, bedarf es daher starker Ströme, bei deren Anwendung ein Teil der Elek-



tricität auch den Tierkörper, einen im Verhältnis zum Wasser ja schlechten Leiter, benutzt, bedarf es ferner möglichst wenig eingetauchter Elektroden, deren freie Enden so lang sind, daß ihre Ebonitisolierung nicht mit dem Wasser in Berührung kommt, denn auch bei den besten Instrumenten dringt gelegentlich Wasser ein, das die Isolierung aufhebt. Ich benutzte 1—2 Chrom-Tauchelemente von je 1 Liter Inhalt, die freien Elektrodenenden waren 3—4 cm lang. Man entfernt am besten vor der Untersuchung das Ganglion der Salpe, um die störenden Bewegungen der Muskelreifen aufzuheben (die Sphinkteren der In- und Egestionsöffnung bleiben in Thätigkeit), und sticht die Elektroden so in den Körper ein, daß sie das Herz, ohne es zu drücken oder verletzt zu haben, zwischen sich fassen.

Leider ist das Salpen-Herz zu zart, als daß es gelänge, seine Bewegungen graphisch aufzuzeichnen durch Aufsetzen eines Hebels oder durch Suspension nach ENGELMANN's Methode. Die hierbei nötigen Manipulationen greifen so tief in die natürlichen Bedingungen der Herzthätigkeit ein, daß die dünne einschichtige Zellenlage, selbst wenn sie die Kraft hätte, den Schreibhebel zu bewegen, keine Kurve des normalen Kontraktionsverlaufes giebt. Deshalb beschränken sich die folgenden Angaben auf das, was ohne weitere Hilfsmittel unter der Lupe sich feststellen läßt, zunächst über die Erregbarkeit des Herzmuskels

#### während einer Einzelpulsation.

Beide Generationen der *Salpa africana-maxima* und der *Cyclosalpa*, die hypobranchialen sowohl als die visceralen Enden des Herzens, wurden untersucht.

Wir werden später sehen, daß durch Momentanreize, die in variierbar schneller Aufeinanderfolge einem der beiden Herzen appliziert werden, der Rhythmus des Herzschlags beliebig verändert werden kann. Es ist hier aber eine Grenze gegeben, über die hinaus die Pulsfrequenz sich nicht steigern läßt. Folgen sich die Reize so schnell, daß der zweite schon eintrifft, noch ehe die durch den ersten hervorgerufene peristaltische Welle z. B. die Herzmitte erreicht hat, dann sieht man — wenn überhaupt eine Wirkung zu Tage tritt — nur eine bald schwächere, bald stärkere lokale Kontraktion des gereizten Herzendes, zuweilen auch eine kurze peristaltische Welle, die aber nicht über das Herz wegläuft, sondern unterwegs stecken bleibt.

In anderen Fällen hat der zweite Reiz, wenn er dem ersten (künstlichen oder spontanen) Reiz unmittelbar auf dem Fuße folgt, überhaupt keinen sichtbaren Effekt, während er in einem etwas späteren Stadium, aber noch während des Ablaufs der ersten Welle appliziert, eine schnell folgende zweite Welle auslöst.

Das rechtzeitige Eintreffen einer spontanen Kontraktion, das bei regelmäßiger Pulsfolge (nur Herzen, die dieser Anforderung genügen, wurden untersucht) sich mit Sicherheit an der Hand der Sekundenuhr voraussagen läßt, kann dadurch verhindert werden, daß man unmittelbar vorher eine peristaltische Welle künstlich hervorruft. Die spontane Kontraktion des Herzens, die kurz darauf hätte einsetzen sollen, wird dadurch unterdrückt.

Als Resultat der Versuche, Extrawellen in die Peristaltik einzuschalten, ergibt sich also die Thatsache, daß im Verlaufe jeder einzelnen Kontraktion des Salpen-Herzens ein Stadium auftritt, in dem die Leitungsfähigkeit für den motorischen Reiz und die Erregbarkeit der Muskelfasern herabgesetzt oder ganz aufgehoben ist. Dem entspricht am Wirbeltierherzen das zuerst von MAREY (26) beschriebene, von ENGELMANN (7, 8) weiter charakterisierte refraktäre Stadium.

Es ist selbstverständlich, daß bei diesen Versuchen für jedes Tier zunächst die Reizschwelle festzustellen ist, um nicht mit übermaximalen Reizstärken zu arbeiten. In welcher Phase der Einzelkontraktion der refraktäre Zustand der Herzmuskeln eintritt und wie lange er anhält, läßt sich ohne die graphische Methode nicht näher präzisieren.

Wenden wir uns von den Veränderungen der Erregbarkeit, die im Gefolge der einzelnen peristaltischen Welle auftreten, zu der Frage, ob auch

am Ende jeder Reihe gleich gerichteter Pulsationen die Erregbarkeit der Herzmuskeln sich ändert.

Am ermüdenden Skelettmuskel der Wirbeltiere spricht sich eine Abnahme der Erregbarkeit bei gleichbleibender Reizstärke bekanntlich in einem allmählichen Absinken der Kontraktionsgröße aus; das Herz der Wirbeltiere dagegen giebt, was die Kontraktionsgröße anlangt, keinen Maßstab für die Erregbarkeit seiner Muskulatur ab, da es sich auf einen einzelnen Reiz hin entweder maximal oder überhaupt nicht zusammenzieht. Dem entspricht es, daß bei

Reizung mit verschieden starken wirksamen Strömen die Kontraktionsgröße von der Reizstärke sich unabhängig erweist. Wie verhält sich in dieser Beziehung das Salpen-Herz?

Nähert man allmählich die beiden Spiralen des DUBOIS'schen Schlittens so tritt bei einem bestimmten Rollenabstand als prompte Reaktion auf jede momentane Reizung eine maximale Kontraktion des Herzens auf. Vergrößert man darauf wieder den Rollenabstand nur um einige Millimeter, so reagiert das Herz überhaupt nicht mehr. Die Reaktion tritt aber sofort beim alten Abstand wieder auf. Und dann kann man die Rollen bis zur vollständigen Deckung bringen, ohne daß die Kontraktion des Herzens größer würde als unmittelbar nach Ueberschreiten des Schwellenwertes.

Die Größe der Kontraktion wird dadurch gemessen, daß man die Tiefe der ventral einschneidenden Kontraktionsfalte, d. h. den Abstand ihres tiefsten Punktes von der Rückenwand des Herzens unter der Lupe genau visiert.

Die Kontraktionsgröße des Herzens erweist sich nach dem Gesagten als unabhängig von der Stärke des Reizes, indem sie schon bei minimalen Reizen maximal ist. Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß unter Umständen kleinste, den verschiedenen Reizintensitäten entsprechende Abstufungen der Kontraktionsgröße zu Tage treten, wenn es einmal gelingt, die letztere an unserem Objekt so exakt zu messen, wie es an anderen Herzen die graphische Methode ermöglicht. Hier jedoch genügt es zunächst, festzustellen, daß wahrnehmbare Schwankungen der Kontraktionsgröße, wie sie sich am Ende jeder Pulsationsreihe offenkundig zeigen, durch Variierung der Reizstärke sich nicht hervorrufen lassen.

Wir hatten bei unseren Umschnürungsversuchen gesehen, daß in einem Zeitpunkt, der am unverletzten Tiere dem Ende einer Pulsationsreihe und dem Anfang der Unthätigkeitsperiode des bis dahin aktiven Herzens entspricht, ein beträchtliches Absinken der Kontraktionsgröße eintritt, allmählich steigt sie dann wieder, um am Anfang der neuen Pulsationsreihe ihre normale Höhe wieder zu erreichen. Diese periodischen Schwankungen der Kontraktionsgröße sind nun auf eine Abnahme der Erregbarkeit der betreffenden Herzens zu beziehen, da nach den vorher mitgeteilten Versuchen Schwankungen der Reizstärke, die allein noch in Betracht kämen, wie im Experiment, so wohl auch am spontan thätigen Herzen entsprechende Schwankungen der Kontraktionsgröße nicht hervorrufen.



Nach dem gegenwärtigen Stande unserer Erfahrungen ist also die Auffassung die begründetste, daß, wie innerhalb der einzelnen Herzperiode (refraktäres Stadium), so auch innerhalb der zusammengesetzten Periode, und zwar am Ende jeder Pulsationsreihe eine Herabsetzung der Erregbarkeit des bis dahin thätigen Herzendes stattfindet.

Ein direkter Beweis dafür, der dadurch zu erbringen wäre, daß am Ende einer Pulsationsreihe erst ein stärkerer als sonst schon wirksamer Reiz zur Einschaltung einer künstlichen Systole notwendig ist, stößt bei unserem Objekt auf unüberwindliche Schwierigkeiten. Ob die

#### 4. Intensität der Reizerzeugung

im Verlaufe einer zusammengesetzten Herzperiode Veränderungen erfährt oder nicht, ist schwer festzustellen. Die Frage ist nach dem Vorhergehenden für uns deshalb nicht brennend, weil schon eine Herabsetzung der Erregbarkeit an den Herzenden ein ausreichender Grund für die periodische Abnahme der Peristaltik ist.

### D. Das Zustandekommen der charakteristischen Herzthätigkeit der Tunicaten.

Versuchen wir jetzt, auf Grund der experimentell und durch Beobachtung des unversehrten Tieres festgestellten Thatsachen uns eine geschlossene Vorstellung vom Mechanismus des Herzschlags der Salpen zu bilden. Da die Herzthätigkeit in den übrigen Tunicaten-Gruppen, soweit sie bekannt ist, in allen wesentlichen Punkten mit der unseres Objektes übereinstimmt, so wird das über die Salpen zu sagende wohl auch für die Ascidien und trotz der rudimentären Natur ihres Herzens auch für die Copelaten gelten können.

Wir sahen, daß in den plasmareichen Muskelzellen des Herzens selbst die rhythmischen Kontraktionsreize sich spontan entwickeln (S. 263–283). Die Thatsache, daß sich das Herz aus einer Summe an sich schon und in eigenem Tempo arbeitsfähiger Zellgruppen zusammensetzt, die Erfahrung ferner, daß weder im Herzen selbst noch außerhalb im Centralnervensystem irgend welche Nervenelemente vorhanden sind, die man als Regulatoren der komplizierten und doch so wohl geordneten Herzbewegungen erwarten sollte, diese Erfahrungen stellen uns zunächst vor die Frage, wie unter diesen Umständen, von der Umkehr des Blutstroms ganz abgesehen,



# 1. eine koordinierte Bewegung in Gestalt regelmäßig sich folgender, stets vom Herzen ausgehender Pulsationen

zustande kommt?

Drei Eigenschaften der Muskelzellen des Salpenherzens geben die Antwort darauf:

a) Die erste von ihnen besteht in dem beim Mangel von Nervenelementen ohne weiteres einwandfrei zu Tage tretenden Leistungsvermögen der Muskulatur für den motorischen Reiz. Trifft der spontane (oder künstliche) Kontraktionsreiz die erste Muskelzelle, so pflanzt er sich, wie zunächst allgemein gesagt werden kann, auch auf die übrigen Muskelzellen fort und bringt sie ihrem Abstand von der primär erregten Zelle entsprechend nacheinander ebenfalls zur Kontraktion.

b) Der zweite Faktor, der eine Koordination der Bewegungen ermöglicht, ist die specielle Verteilung der Energieverhältnisse im Salpenherzen.

Da ist eine Thatsache hervorzuheben, die sich schon vorher bei den Zerstückelungsversuchen ergeben hatte, aber hier erst ihren rechten Platz findet: die isolierten Enden des Herzens zeigen wie die des umschnürten Herzens (s. S. 306 ff.) ein periodisches Steigen und Fallen ihrer rhythmischen Thätigkeit, langsame und schnelle Pulsfolgen lösen sich ab. Die isolierten Mittelstücke des Herzens dagegen pulsieren gleichmäßig fort.

Am intakten Herzen wird also (bei gleicher Gesamtleistung der einzelnen Herzabschnitte) jedes der Herzentenden im Vergleich zur Herzmitte periodisch leistungskräftiger und -schwächer werden, d. h. *ceteris paribus* periodisch langsamer und schneller rhythmisch thätig sein.

c) Der dritte und wichtigste Koordinationsfaktor sind die refraktären Eigenschaften, die zeitweilige Aufhebung der Erregbarkeit und des Leistungsvermögens der Muskelfasern, die wir vorher auch am Salpenherzen aufgefunden hatten.

d) Welches Resultat für den Herzschlag hat nun ein Zusammenwirken der genannten drei Faktoren?

GASKELL (14, S. 78 ff., vergl. 15, S. 57 ff.) und MC WILLIAM (40, S. 197 ff.) haben am Wirbeltierherzen gezeigt, daß immer der am schnellsten pulsierende Herzabschnitt den Rhythmus der Pulse bestimmt; neuerdings hat LOEB (25, S. 13), ohne seine Vorgänger zu kennen, noch einmal den gleichen Gedanken ausgesprochen. Den Grund dieser Erscheinung sieht in Uebereinstimmung mit

den englischen Autoren ENGELMANN in den refraktären Eigenschaften des Herzmuskels, er sagt: „die lähmende Wirkung, welche erfahrungsgemäß, wie alle anderen, so auch die von den Venenmündungen herkommenden Kontraktionswellen vorübergehend auf die Herzmuskelsubstanz ausüben, muß verhindern, daß die an den mehr stromabwärts gelegenen Stellen, in langsamerem Tempo sich entwickelnden inneren Reize einen sichtbaren Erfolg haben“ (10, S. 543).

Bei ihrer Bedeutung für das Zustandekommen der charakteristischen Herzthätigkeit der Tunicaten erscheint es notwendig, sich einmal an einem Einzelfall die oben genannte Wirkung der refraktären Erscheinungen auf ein System verschiedener eigenrhythmisch thätiger Herzmuskelfasergruppen zu vergegenwärtigen (vergl. die S. 311 ff. und S. 320 f. mitgeteilten Experimente).

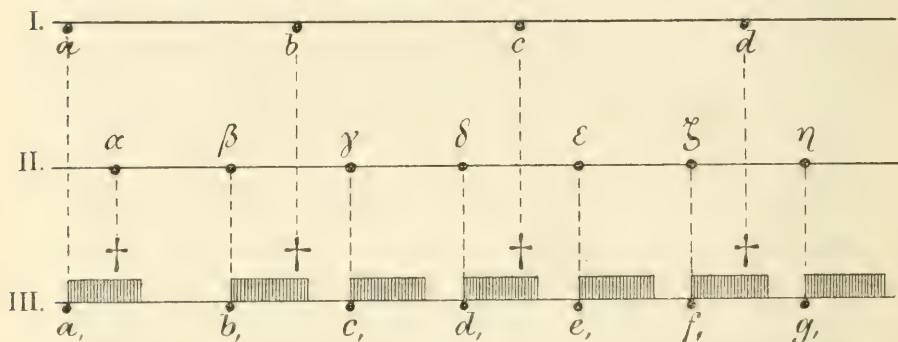


Fig. 4.

In dieser Figur sind die zeitlichen Verhältnisse der Rhythmicität verschiedener Herzabschnitte für einen idealen Fall wiedergegeben. Dargestellt ist

in I. der Eigenrhythmus eines mittleren Herzabschnittes;

in II. der jeweilig schnellere Eigenrhythmus eines Herz-Endes;

in III. der Rhythmus des mittleren Herzabschnittes (I.) unter dem Einfluß der vom Herzende herkommenden schnelleren Reizfolge (II).

Die Dauer des refraktären Stadiums ist schraffiert angegeben.

† bezeichnet den Moment des Eintreffens eines Reizes, der keinen sichtbaren Erfolg hat.

Der mittlere Herzabschnitt möge eine Zeit lang selbständig pulsiert haben. Da trifft mit  $\alpha$  der erste vom venösen Ostium herkommende Kontraktionsreiz ein, er ist aber im mittleren Herzabschnitt wirkungslos (†), da er in das refraktäre Stadium fällt, das im Gefolge der Kontraktion  $a$ , eingetreten ist. Nach kurzer

Zeit trifft in der Herzmitte der nächstfolgende spontane Reiz ( $\beta$ ) von den Venenostien an. Das refraktäre Stadium der Muskulatur, auf das der Reiz  $\alpha$  stieß, ist jetzt vorüber; der Reiz  $\beta$  löst also eine Kontraktion des mittleren Herzabschnittes aus ( $b_1$ ), die sich zum Arterienursprung fortpflanzt.

Inzwischen ist aber auch ein autogener Reiz im Herzmittelstück fällig geworden. Dieser Reiz ( $b$ ) fällt in das refraktäre Stadium der von  $\beta$  ausgelösten Kontraktion und bleibt deshalb wirkungslos. Ist dieses Stadium wieder gehoben, dann trifft den mittleren Herzabschnitt der dritte von den Ostien kommende Reiz ( $\gamma$ ), der ebenso wie der folgende ( $\delta$ ) wirksam ist ( $c$ , und  $d_1$ ), da er (im Gegensatz zu dem dann folgenden autogenen Reiz  $c$ ) nicht mit einer refraktären Phase zusammenfällt.

So kommt es, daß — wie die Figur zeigt — die schnelleren Pulse des Herz-Endes die Herzmitte zwingen, ihren langsameren Eigenrhythmus zu Gunsten einer einheitlichen Schlagfolge des ganzen Herzens aufzugeben. Wir beschränken uns auf die Demonstration dieses einfachen idealen Falles, da eine weitere Verfolgung des Prinzipes uns hier zu weit abführen würde.

Nur einem Einwand, der nach dem Vorhergehenden nicht unberechtigt ist, müssen wir noch begegnen: Bisher war nur von einer zeitweiligen Herabsetzung der Erregbarkeit durch die Kontraktion die Rede. Die vorübergehende lähmende Wirkung der Systole bezieht sich aber auch auf das Leistungsvermögen der Muskulatur, dessen Herabsetzung vorher (S. 311, 312) auch für das Salpen-Herz nachgewiesen worden war. Die Frage ist deshalb nicht abzuweisen: Muß nicht die Herabsetzung des Leistungsvermögens ihrerseits ein Hindernis werden für die Fortpflanzung des von den Venenostien kommenden Kontraktionsreizes, so daß die gute Wirkung im Sinne einer Koordination, die durch die vorübergehende Erregbarkeitsabnahme angebahnt ist, durch die gleichzeitige Herabsetzung des Leistungsvermögens wieder entwertet wird?

Demgegenüber muß im Auge behalten werden: Mögen auch einige Fasergruppen der Herzmitte im Momente des Eintreffens einer Kontraktionswelle unfähig sein, den Reiz weiter zu leiten, so werden doch bei der Verschiedenheit der Einzelrhythmen immer eine Anzahl Fasern das refraktäre Stadium bereits überwunden haben. Diese Fasern können zwar ohne Mithilfe der angrenzenden Fasergruppen keine nennenswerte Kontraktion des zugehörigen

Herzabschnittes herbeiführen, sie können aber den peristaltischen Reiz weiterleiten, denn dazu genügt — wie zahlreiche Untersuchungen am Wirbeltierherzen gezeigt haben — schon eine minimale Muskelbrücke.

Aus dem Vorhergehenden erhellt, daß während der Zeit seiner erhöhten Energie (schnellere Reizfolge) das Ende des Herzens den Rhythmus der Pulse alleinherrschend bestimmt. In der dann folgenden Zeit herabgesetzter Energie würden die Reizquellen der Herz-Mitte in Kraft treten können, wenn sich die Herzenden nicht in so exakter Weise ablösten, daß das eine immer in das Maximum seiner Leistungsfähigkeit tritt, wenn das andere erlahmt. Wie gleichzeitig diese abwechselnde Stärkung und Schwächung der Energie in den beiden Herzenden eine periodische Stromumkehr herbeiführen muß, wird im folgenden untersucht.

## 2. Wie treten die Faktoren zum periodischen Wechsel der Stromesrichtung zusammen?

Betrachten wir das Herz, wie es von seinem einen Ende aus regelmäßig sich folgende peristaltische

### Wellen in der Richtung von A nach B

entsendet. Dann tritt, wie wir sahen, nach einer je dem Individuum und den äußeren Bedingungen nach wechselnden Zahl von Pulsationen eine Herabsetzung der Erregbarkeit und des Leistungsvermögens der Muskulatur des Herzendes A ein (nicht zu verwechseln mit den vorher besprochenen refraktären Erscheinungen, die im Gefolge jeder Einzelkontraktion auftreten). Von den Folgen der Erregbarkeits-Abnahme interessieren uns hier in erster Linie die den Rhythmus der Pulse betreffenden: am Ende der Pulsationsreihe tritt eine Verlangsamung der Schläge auf (s. S. 305 unt. Hälfte u. ff.). Es ist dabei in unserem Zusammenhange gleichgiltig, ob diese Verlangsamung lediglich durch eine Erregbarkeitsabnahme der Muskulatur (Erhöhung der Reizschwelle, längere Zeit erforderliches Anwachsen der ungeschwächt sich entwickelnden spontanen Reize zu wirksamer Stärke) herbeigeführt ist, oder ob auch die Intensität der Reizerzeugung selbst am Ende der Pulsationsreihe abnimmt.

Während so die Peristaltik in der Richtung A—B erlahmt, hat sich allmählich die Erregbarkeit im Herzende B wieder hergestellt. Die hier sich entwickelnden spontanen Reize können aber (wie sich aus der Würdigung der refraktären Erscheinungen ergibt und auch experimentell sich zeigen läßt) erst dann eine zusammen-





$\gamma$  und  $\delta$  von der schnelleren Reihe lösen eine Kontraktion aus, da ihnen kein refraktäres Stadium in den Weg tritt, u. s. w.

Dieser absichtlich einfach gewählte Fall zeigt, daß die schnelleren Reizfolgen weit weniger Gefahr laufen, mit einem refraktären Stadium zu kollidieren als die langsameren Reizfolgen. Die ersteren werden deshalb vorwiegend oder ausschließlich zur Geltung kommen.

Bindender als diese allgemein orientierenden Erwägungen sind die folgenden Experimente, ausgeführt am Salpen-Herzen zur Prüfung des Abhängigkeitsverhältnisses zwischen der jeweilig vorherrschenden Kontraktions-Richtung des Herzens und dem Rhythmus der verschiedenen Reizfolgen an den beiden Enden:

Einmalige momentane Reizung eines Herzendes mit Wechselströmen ruft prompt, wenn sie nicht in ein Stadium der Unerregbarkeit fällt, je eine peristaltische Welle hervor. Das ruhende Herz konnte auf diese Weise in Bewegung gesetzt, und am thätigen Herzen der Rhythmus beträchtlich beschleunigt werden.

Die stärkste Beschleunigung der Herzschläge wird aber durch Dauerreizung mit Wechselströmen hervorgerufen. Vom Moment des ersten Stromschlusses an entsendet das gereizte Herzende schnell sich folgende, zum Teil sich hastig überstürzende Wellen. Man hat es ganz in der Hand, durch verschieden lange anhaltende Reizung die Länge der einen Pulsationsreihe beliebig zu variieren; die Zahl der gleich gerichteten Pulsationen läßt sich auf diese Weise bis um das 60-fache der normalen vergrößern! Solange die Reizung, und damit die Beschleunigung der Pulse A—B anhält, so lange kann keine Welle vom entgegengesetzten Herzende her durchbrechen. Reizt man kräftig das Herzende A zur Zeit der Thätigkeit des Endes B, so wird in jedem Falle vom Moment der wirksamen Reizung ab bis zu ihrem Aufhören die langsamere Peristaltik B—A völlig unterdrückt. Auf gleiche Art läßt sich bekanntlich auch am Herzen der Wirbeltiere künstliche Antiperistaltik hervorrufen; der Vergleich mit dem Tunicaten-Herzen ergab sich den Autoren unmittelbar (vgl. 14, S. 79, und 25, S. 15).

Ein Beispiel von dem richtungs- und rhythmusbestimmenden Einfluß des am schnellsten arbeitenden Herzendes sei hier aus den Protokollen mitgeteilt: die Zahl der advisceralen Pulsationen einer *Salpa africana-maxima* (cat.) unmittelbar vor der Reizung betrug 18, 19, 17, 21, 18 und 19 Schläge. Mit den dazwischen liegenden abvisceralen Schlägen (9, 10, 12, 11, 13 und 12) wurden in

summa 179 Pulsationen in 4 Min. ausgeführt. Vom Momente der einseitigen Reizung (des hypobranchialen Herzendes) ab liefen dagegen in derselben Zeit 389 und zwar ausschließlich adviscerale Wellen über das Herz<sup>1)</sup>.

Es läßt sich also auch experimentell zeigen, was vorher als Konsequenz aus den Vorversuchen und deren Kombination im Diagramm sich ergeben hatte: daß immer das am schnellsten schlagende Ende des Salpen-Herzens Richtung und Rhythmus der Pulse alleinherrschend bestimmt.

Wir verstehen nun auch den Ausgang des Wettstreits der beiden Herzendes: Sobald der Moment eintritt, daß die von A ausgehenden Pulsationen langsamer werden als die sich immer schneller folgenden Reize oder auch Pulsationsansätze bei B, dann gewinnt nach dem im Vorstehenden begründeten Prinzip die

### Peristaltik in der Richtung B—A

die Oberhand.

Die Umschnürungsversuche hatten erwiesen, daß trotz der jeweilig herrschenden Peristaltik die antiperistaltische Arbeitsfähigkeit des jeweilig arteriellen Herzendes, wenn auch geschwächt, fortbesteht (S. 305). Die vorher gewürdigte Grundlage einer koordinierten Bewegung der einzelnen Herzabschnitte garantiert, daß vom ermatteten arteriellen Herzende keine Störung der herrschenden Peristaltik ausgeht. Bedingung ist freilich, daß diese Peristaltik die nötige Frequenz besitzt. Denn die Beobachtung lehrt, was ebenfalls verständlich ist, daß bei abnormer Verlangsamung der herrschenden Peristaltik von dem im Stadium der gesunkenen Energie befindlichen arteriellen Herzende her ver einzelnte antiperistaltische Wellen durchdringen, was bei schnellerer Pulsfolge niemals der Fall ist.

1) Bei einer einmaligen Beobachtung eines mit Wechselströmen gereizten Herzens von *Salpa* (spec.?) haben auch FOSTER und DEW-SMITH (13, S. 336) eine Verlängerung der einen (welcher?) Pulsationsreihe gesehen. Doch sind ihre Angaben (besonders was die Stellung der Elektroden betrifft) zu unbestimmt, als daß ich berechtigt wäre, diese eingestreute Notiz als Stütze meiner Versuchsergebnisse anzuführen.

Wie die künstliche Beschleunigung der einen Reizquelle bei elektrischer Reizung, so liefert auch eine Reihe von Beobachtungen am unberührten Tier unzweideutige Beweise dafür, daß immer der am schnellsten schlagende Herzabschnitt Rhythmus und Richtung der Pulse bestimmt.

Nach einiger Zeit spielen sich nun am Herzende B dieselben Veränderungen mit demselben Effekt ab, die vorher am Ende A zur Unterdrückung der Kontraktionen geführt hatten.

### 3) Die Wechsellause.

Man sollte erwarten, daß nach dem Sistieren der Peristaltik bei A (dieser Moment läßt sich bei Beobachtung lebenskräftiger Tiere meist scharf bestimmen) ohne weiteres die bei B schon bereit gehaltenen Reize wirksam werden. Die nächste der hier eventuell beobachteten antiperistaltischen Zuckungen könnte sich sofort als antiperistaltische Welle über das Herz fortpflanzen. Statt dessen tritt die Wechsellause ein. Um sie zu verstehen, muß man sich der Vorgänge erinnern, die am bisher arteriellen Herzende zur Zeit der Wechsellause sich abspielen (s. Taf. X, Fig. 1 und 3).

Bemerkenswert ist da vor allem, daß immer die letzte Welle der Pulsationsreihen in der Gegend des bisher arteriellen Herzendes stecken bleibt. Ob das nur der extreme Ausdruck jener Herabsetzung des Leitungsvermögens ist, die am Ende jeder Pulsationsreihe zu beobachten war, oder ob die ihrer Natur nach ganz unbekannten Prozesse der Reizerzeugung am jetzt aktiv werdenden Herzende hier eine entscheidende Rolle spielen, ist dunkel. Die Thatsache jedenfalls, daß der Kontraktionsreiz der letzten Pulsation sich nicht wie der der vorhergehenden Pulse bis zum Herzende fortpflanzt, daß die Welle vielmehr stehen bleibt, ist für das Zustandekommen der Wechsellause von Bedeutung. Da, wie wir sahen, zur Zeit der Kontraktion das Leitungsvermögen der Muskulatur herabgesetzt oder aufgehoben ist, so bedeutet die Dauerkontraktion der letzten peristaltischen Welle ein Hindernis für die Fortpflanzung des ersten wirksamen antiperistaltischen Reizes. Infolgedessen tritt zwischen beiden entgegengerichteten Pulsationsreihen eine kurze Pause, die Wechsellause, ein.

Schaltet man die Peristaltik aus, wie es in den Umschnürungsversuchen geschehen ist, so fällt jede Verzögerung im Ablauf der ersten Welle, die das aktiv werdende Herzende entsendet, weg (s. S. 308 unten). Diese Thatsache spricht dafür, daß in der That die Dauerkontraktion der ersten Welle einer Reihe auf die Wirkung der letzten ablaufenden Welle der vorhergehenden, entgegengerichteten Reihe zurückzuführen ist.

In den die Mehrzahl bildenden Fällen, in denen die Dauer der Wechsellause haarscharf mit den beschriebenen Kontraktionserscheinungen zusammenfällt, ist unsere Auffassung vom Zustande-



kommen der Wechsellause ausreichend begründet. Es darf aber nicht vergessen werden, daß auch unabhängig von refraktären Folgen der letzten peristaltischen Welle, besonders bei ermatteten Herzen, nach Ablauf einer Pulsationsreihe eine allgemeine Abnahme der Leistungsfähigkeit die Dauer der Wechsellause beeinflussen kann: die Wechsellause wird dadurch stark in die Länge gezogen, daß das eine Herzende schon erlahmt ist, noch ehe das entgegengesetzte Ende sich erholt hat.

Fassen wir kurz die Daten zusammen, die im letzten Abschnitt über das Zustandekommen des periodischen Richtungswechsels der Herzkontraktionen ermittelt wurden:

1. Die unmittelbar wahrnehmbare allgemeine Fähigkeit des Herzens, den Kontraktionsreiz von Faser zu Faser wirksam fortzupflanzen, die speciellen Einschränkungen dieser Fähigkeit, die in den refraktären Eigenschaften der Muskelfasern begründet sind, bestimmte und verschieden lokalisierte Unterschiede in der Rhythmicität der Reizquellen, diese drei Faktoren bedingen, daß trotz der früher nachgewiesenen Autonomie aller einzelnen Herzbezirke, statt eines räumlich und zeitlich ungeordneten Zuckens ein koordiniertes Zusammenwirken aller Herzbezirke zustande kommt in Gestalt regelmäßig sich folgender, stets von den Herzenden ausgehender Kontraktionswellen.

2. a) Die beiden ausschlaggebenden Reizquellen an den Herzenden verhalten sich physiologisch gleichartig. In beiden tritt nach einer gewissen Zeit der Arbeit Herabsetzung der Erregbarkeit und des Leistungsvermögens ein: das hat an dem betreffenden Herzende zur Folge ein Sinken der Frequenz in der Erzeugung an sich wirksamer Reize.

- b) Die refraktären Eigenschaften der Herzmuskelfasern bedingen es nun, daß immer dasjenige Herzende Rhythmus und Richtung der Pulse alleinherrschend bestimmt, dessen Reizfrequenz jeweilig am wenigsten gesunken ist, dieses Herzende verurteilt also das entgegengesetzte langsamere Herzende zur Unthätigkeit.

In dieser Zeit der Unthätigkeit regeneriert sich aber Erregbarkeit und Leistungsvermögen, während beides im thätigen Herzende gleichzeitig abnimmt. So tritt allmählich der Moment ein, wo die wirksamen Reize in dem bisher thätigen venösen Herzende sich langsamer folgen als die im Arterienende des Herzens: dann verhelfen wieder die refraktären Eigenschaften der Muskel-

fasern diesem letzteren Herzende zur Alleinherrschaft, und unter seiner Führung wendet sich der Blutstrom.

c) Die genannten physiologischen Eigenschaften des Herzens bieten die Garantie, daß selbst bei völlig regelloser Herzthätigkeit — wie sie abnormerweise, an geschädigten Tieren, gelegentlich auftritt, und wie sie phylogenetisch wohl als indifferenter Ausgangspunkt des charakteristischen Blutkreislaufes der Tunicaten anzusehen ist — die Alternation der beiden wirksamen Reizquellen sich immer von selbst wieder einstellt.

Das Salpen-Herz ist in dieser Beziehung, bei dem früher nachgewiesenen Mangel extra- und intracardialer Nerven Elemente, ein schönes Beispiel rein myogener Selbststeuerung eines streng koordinierten Bewegungsmechanismus. —

Ist mit den hier abschließenden Untersuchungen die charakteristische Herzthätigkeit der Salpen oder allgemein die periodische Umkehr des Blutstroms im Körper der Tunicaten erklärt? Wenn man unter erklären versteht: eine bisher unerkannte, zusammengesetzte Erscheinung in einfache, bekannte Komponenten auflösen, und aus dem Zusammenwirken der Komponenten das Ganze wieder ableiten, so glaube ich, in den Hauptpunkten wenigstens am Ziele zu sein. Es ist selbstverständlich, daß jene „bekannten Komponenten“, die myogene Erzeugung spontaner rhythmischer Kontraktionsreize, das physiologische Leitungsvermögen, die refraktären Erscheinungen der Muskelfasern und andere Faktoren, die wir am Salpen-Herzen ermittelt und zu würdigen hatten, selbst wieder der Erklärung bedürftig sind. Aber diese Probleme ragen über den Rahmen unserer speciellen Aufgabe hinaus, sie liegen auf dem Gebiete der allgemeinen Muskelphysiologie. Von dort her ist wohl der nächste Vorstoß zur tieferen Erkenntnis auch der Erscheinung auszuführen, die uns hier beschäftigt hat.

---

Die Untersuchungen zu vorstehender Arbeit wurden zum größten Teil im zoologischen Laboratorium der Universität in Messina ausgeführt. Dem damaligen Direktor, EUG. FICALBI, und meinem Freunde K. KWIETNIEWSKI danke ich von Herzen für die freundschaftliche Aufnahme, die ich bei ihnen fand! Wo mein Instrumentarium nicht ausreichte, hat mir der Professor für pharmakologische Physiologie, GAGLIO, in lebenswürdigster Weise die Mittel seines Instituts zur Verfügung gestellt; auch ihm meinen aufrichtigen Dank!

---

### Litteratur.

- 1) VAN BENEDEN, E., et JULIN, CH., Recherches sur la morphologie des Tuniciers, Gand 1886.
- 2) BIEDERMANN, W., Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie. 6. Mitteilung: Ueber rhythmische, durch chemische Reizung bedingte Kontraktionen quergestreifter Muskeln. Sitz.-Ber. d. math.-naturw. Klasse d. K. Akademie der Wissensch., Bd. LXXXII, Abt. 3, 1880.
- 4) — Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie. 14. Mitteilung: Ueber das Herz von *Helix pomatia*. Sitz.-Ber. d. K. Akad. d. Wissensch., Bd. LXXXIX, Abt. 3, 1884.
- 4) — Elektrophysiologie, Jena 1895.
- 5) CARUS, J. V., Icones zootomicae, 1. Hälfte, Leipzig 1857.
- 6) DELAGE, Y., et HEROUARD, E., Traité de zoologie concrète. T. VIII, Les procordés, Paris 1898.
- 7) ENGELMANN, TH., W., Beobachtungen und Versuche an suspendierten Herzen. 3. Abhandl.: Refraktäre Phase und kompensatorische Ruhe in ihrer Bedeutung für den Herzrhythmus. Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. LIX, S. 309 ff., 1894.
- 8) — Ueber den Einfluß der Systole auf die motorische Leitung in der Herzkammer etc. Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. LXII, 1896.
- 9) — Ueber den Ursprung der Herzbewegungen und die physiologischen Eigenschaften der großen Herzvenen des Frosches. Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. LXV, 1896.
- 10) — Ueber den myogenen Ursprung der Herzthätigkeit und über automatische Erregbarkeit als normale Eigenschaft peripherischer Nervenfasern. Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. LXV, 1897.
- 11) ESCHSCHOLTZ, FR., Bericht über die zoologische Ausbeute während der Reise von Kronstadt bis St. Peter und Paul. Isis von OKEN, 1825.
- 12) ESCHRICHT, D. F., Anatomisk-physiologiske Undersøgelser over Salperne. K. D. Videnskabernes Selskabs Athandlinger, Deel 8, 1841.
- 13) FOSTER, M., and DEW-SMITH, A. G., On the behaviour of the hearts of Mollusks under the influence of electric currents. Proceedings of the Royal Society of London, Vol. XXIII.
- 14) GASKELL, W. H., On the innervation of the heart, with especial reference to the heart of the tortoise. Journ. of Physiology, Vol. IV, 1883.
- 15) — Résumé de recherches sur le rythme et la physiologie des nerfs du coeur et sur l'anatomie et la physiologie du système nerveux sympathique. Arch. de Phys. normale et pathologique, Sér. 4, T. I, 1888.
- 16) HANCOCK, A., On the anatomy and physiology of the Tunicata, read June 1867. Journ. of the Linnean Society London, Zoology, Vol. IX, 1868.
- 17) VAN HASSELT, Extrait d'une lettre de VAN HASSELT, datée de Buitenzorg (île de Java), le 12 août 1821, sur les Biphores. Ann. de Sciences naturelles. T. III, 1824.



- 18) HUXLEY, TH. H., Observations upon the anatomy and physiology of Salpa and Pyrosoma. Philosophical Transactions of the Royal Society of London 1851, part. II.
- 19) KNOLL, PH., Ueber protoplasmaarme und protoplasmareiche Muskulatur. Denkschr. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien, math.-naturw.-Klasse, Bd. LVIII, 1891.
- 20) — Über die Herzthätigkeit bei einigen Evertibraten und deren Beeinflussung durch die Temperatur. Sitz.-Ber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien, math.-naturw.-Klasse, Bd. CII, 1893.
- 21) KRUKENBERG, C. FR. W., Vergleichend-physiologische Studien zu Tunis, Mentone und Palermo, 3. Abteil., Heidelberg 1880.
- 22) DE LACAZE-DUTHIERS, H., Les Ascidies simples des côtes de France. Archives de Zoologie expérimentale et générale, T. III, 1874.
- 23) LAHILLE, F., Contributions à l'étude anatomique et taxonomique des Tuniciers. Thèses prés. à la Fac. d. Sciences de Paris, Toulouse 1890.
- 24) LEUCKART, R., Zoologische Untersuchungen. 2. Heft. Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Tunicaten, Gießen 1854.
- 25) LOEB, J., Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie mit besonderer Berücksichtigung der wirbellosen Tiere, Leipzig 1899.
- 26) MAREY, Des mouvements que produit le coeur lorsqu'il est soumis à des excitations artificielles. Comptes rendus d. s. de l'Académie des Sciences, T. LXXXII, Paris 1876. (Die Arbeit in den Travaux du laboratoire de M. MAREY, II, 1875, war mir unzugänglich.)
- 27) MILNE-EDWARDS, H., Observations sur les Ascidies composées des côtes de la manche, Paris 1841.
- 28) — Beitrag in: G. CUVIER, Le règne animal, édition etc. par une réunion de disciples de CUVIER, Paris. Les Mollusques, Pl. 122.
- 29) — Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, T. III, Paris 1858.
- 30) QUOY et GAIMARD, Voyage de découvertes de l'Astrolabe etc. Isis von OKEN, 1836, p. 95 ff.,
- 31) RANSOM, W. B., On the cardiac rhythm of invertebrata. Journ. of Physiology, Vol. V, No. 4, 1884.
- 32) ROULE, L., Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence. Annales du Musée d'Histoire naturelle de Marseille, Zoologie, T. II, 1884.
- 33) — Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence. Annales des Sciences naturelles, Zoologie, Sér. 6, T. XX, 1885.
- 34) SARS, M., Fauna littoralis Norvegiae etc., Lief. 1, Christiania 1846.
- 35) TODARO, FR., Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe. Atti della Reale Accademia dei Lincei, Sér. 2, T. II, 1875.
- 36) — Studi ulteriori sullo sviluppo delle Salpe. Reale Accademia dei Lincei Anno CCLXXXII, Roma 1886.
- 37) VOGT, C., Recherches sur les animaux inférieurs de la Méditerranée. Second mémoire: Sur les Tuniciers nageants de la mer de Nice. Mémoires de l'Institut national Genevois, T. II, 1854.



- 38) VOGT, C., und YUNG, E., Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie, Bd. II, Braunschweig 1889—1894.
- 39) WAGNER, NIC., Recherches sur la circulation du sang chez les Tuniciers. Mélanges biologiques tirés du Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg, T. VI, p. 10 ff., 1866.
- 40) MC WILLIAM, J. A., On the structure and rhythm of the heart in fishes, with especial reference to the heart of the eel. Journ. of Physiology, Vol. VI, 1885.
- 41) ZIEGLER, H. E., Die beiden Formen des Durchströmungs-Compressoriums. Zeitschr. für wissenschaftl. Mikroskopie und für mikroskop. Technik, 1897, Bd. XIV, p. 145 ff.

### Figurenerklärung.

#### Tafel IX.

Die aus dem vorderen (hypobranchialen) Herzende kommenden Kanäle sind rot, die aus dem hinteren (visceralen) Ende entspringenden Kanäle sind blau gezeichnet.

Die ersteren funktionieren bei abvisceralen Pulsationen als Arterien, die letzteren als Venen. Bei advisceralen Pulsationen ist das Umgekehrte der Fall. ROULE hat in seiner Ciona-Monographie (32, S. 124, Taf. VII) die Farbenbezeichnung nach der jeweilig arteriellen oder venösen Beschaffenheit des Blutes gewählt; mir schien es zweckmäßiger, nach der jeweiligen Richtung des Blutstromes zum Herzen hin oder vom Herzen weg Venen und Arterien zu unterscheiden.

Die den Kreislauf betreffenden Figg. 1, 2 und 7 sind absichtlich nicht nach mehreren Präparaten kombiniert, sondern nach je einem Präparat gezeichnet worden. Fragen, wie die, ob längs der Kiemen stets mehrere Hauptstämme hinziehen (Fig. 1), aber oft nur einer von ihnen bei der Injektion zu Tage tritt (Fig. 2 und 7), oder ob in den verschiedenen Generationen und Arten thatsächlich anatomische Verschiedenheiten in diesem Punkte existieren, solche und ähnliche Fragen wurden als in unserem Zusammenhang nebensächlich nicht weiter verfolgt. Die nähere Vergleichung bezog sich nur auf die im Text erörterten Hauptpunkte.

Fig. 1. Herzregion eines Solitärtieres von *Salpa africana-maxima*, von der Bauchfläche des Tieres gesehen, ca. 3 mal vergrößert. Hypobranchialrinne weggelassen.

Fig. 2. Herzregion eines Kettentieres von *Cyclosalpa pinnata*. Orientierung wie in Fig. 1, ca. 4 mal vergr.

Fig. 3. Schema des Blutkreislaufes der Salpen, nach Injektionspräparaten und Beobachtungen am lebenden Tier gezeichnet.

Fig. 4. Cyste aus dem Endocard einer *Cyclosalpa pinnata* (cat.), 500 mal vergr.

Fig. 5. Pericard von *Salpa africana-maxima*, 300 mal vergr. Flächen-Dauerpräparat.

Fig. 6. Endocard von *Salpa africana-maxima*, 600 mal vergr., von der Fläche gesehen, frisches Material.

Fig. 7. Herzregion eines jungen Kettentieres von *Salpa africana-maxima*,  $2\frac{1}{2}$  mal vergr. Orientierung wie in Fig. 1.

#### Tafel X.

Herzen von *Cyclosalpa pinnata* (cat.) in den Hauptphasen ihrer Thätigkeit, nach dem Leben, unter der Lupe gezeichnet, ca. 10 mal vergrößert. Das Hypobranchialende des Herzens ist stets nach oben, das Visceralende nach unten gekehrt. Das Tier ist halb von rechts gesehen, so daß das Herz gerade zwischen aufsteigendem Darm und der Kieme erscheint. Ein Teil der „Rücken“-Fläche des Herzens, die Umschlagstelle der Muskulatur in das Pericard ist sichtbar.

Fig. 1. Das Herz während der Wechsellause nach einer ad-  
visceralen Pulsationsreihe.

Fig. 2. Fortschreitende abviscerale Welle.

Fig. 3. Das Herz während der Wechsellause nach einer ab-  
visceralen Pulsationsreihe.

Fig. 4. Ablaufende 1te und fortschreitende 2te (oberhalb)  
adviscerale Welle.

#### Tafel XI s. S. 306 f.

#### Abkürzungen.

*abv.w* Ende der letzten abvisceralen Welle.

*adv.w* Ende der letzten advisceralen Welle.

*ap.d* Antiperistaltische Dauerkontraktion.

*b* Bassinartige Erweiterungen der Gefäßwurzeln.

*br* Kieme (Branchia).

*br.c* Branchialkanäle (Kiemenäste des Truncus branchio-visceralis).

*c* Herz (Cor).

*ec* Endocardzellen.

*g* Ganglion.

*gw* Gefäßwurzel.

*hbr.c* Hypobranchialkanäle.

*Hbr.E* Hypobranchialende des Herzens.

*i.c* Intestinalkanäle.

*ig* Ingestionsöffnung.

*int* Intestina (Darm und Geschlechtsorgane).

*K. Z* Kontraktionszipfel.

*n* Nucleus.

*pc* Pericard.

*rf* Ruhefalte des Herzens.

*st* Stolo.

*t* Tunica.

*t.c* Haupttunicalkanäle.

*tr.br.-v* Truncus branchio-visceralis.

*v.c* Visceralkanäle (Eingeweideäste des Truncus branchio-  
visceralis).

*V.E* Visceralende des Herzens.

*zw* Zwischensubstanz.

# Ueber die dunkelen Rinden der Gesteine der Wüsten.

Von

G. Linek.

(Mitteilung aus dem Großherzogl. mineralog. Museum zu Jena.)

Auf der Reise, welche ich jüngst nach Kordofan unternahm, ist mir die oxydierende Wirkung der tropischen Atmosphäre am ersten Regentage nach langer Trockenzeit in höchstem Maße aufgefallen. Alles, was man von Eisen bei sich trägt, Waffen und Messer, Schlüssel und Schlösser, alles ist binnen kürzester Zeit mit einer dicken Rostrinde überzogen.

Diese Beobachtung legte mir den Gedanken nahe, daß auch die Bildung der gelben, braunen und schwarzen Rinden, welche fast alle Gesteine in der Wüste bedecken, und welche zu sehen ich in der Gegend von Assuan, wie in der nubischen Wüste zwischen Wadi Halfa und Abu Hamed Gelegenheit hatte, wesentlich der oxydierenden Wirkung der Atmosphäre ihre Entstehung verdanke.

Ueber die thatsächlichen Verhältnisse betreffend das Vorkommen der dunkelen Rinden geben das bereits erschienene<sup>1)</sup> und das demnächst erscheinende Buch WALTHER's ausführlichen Bescheid, und ich kann es darum unterlassen, auf sie hier näher einzugehen. Nur über einige besondere Verhältnisse, welche ich an der Sammlung, die mir Herr Prof. WALTHER in liebenswürdigster Weise zur Verfügung stellte, studieren konnte, seien mir hier einige Worte gestattet.

Die Rindenbildung beginnt meist in den Vertiefungen. Dieses sieht man an einem Feuersteine, wo die Schwärzung in den feinen

---

1) J. WALTHER, Die Denudation in der Wüste und ihre geologische Bedeutung. Abh. d. mathem.-phys. Kl. d. kgl. sächs. Akad. d. Wissensch., Bd. XIV, 1891, S. 453—461.

Narben des splitterigen Bruches beginnt und sich von da aus über den ganzen Stein verbreitet. Deutlich ist dieses Vorgehen von den Vertiefungen aus an einem Granit von Sierra de los Dolores oder an einem quarzitischem Geröll aus nubischem Sandstein, wo nur die Zwischenmittel zwischen den Quarzkörnern dunkel gefärbt sind, oder auch an großen Geschieben von Fettquarz vom Wadi Gharandel, welche ebenfalls nur an allen feinen Sprüngen und Vertiefungen dunkel gefärbt sind. Dann überzieht das färbende Material allmählich das ganze Gestein, aber vielfach, ja man kann sagen meist, ist eine schmale, bis zu mehreren Millimetern breite Imprägnationszone von gelber, brauner oder braunroter Färbung vorhanden, und nicht selten sieht man die Rindenbestandteile auf feinen Klüftchen in das Innere des Gesteines einige Millimeter weit vordringen. Bei einem Sandstein von van Horn in den Eagle Mts. ist die Rinde schwarzer Glaskopf, der auch eine einige Millimeter breite Kluft in dem Gestein ausfüllt. Schmale, tiefere Klüfte der Gesteine sind nicht selten mit einem pulverförmigen Ueberzug von Brauneisenerz oder mit einem schwarzen, manganhaltigen Staube bedeckt.

Die bisherige Ansicht über die Entstehung dieser Rinden will ich nur mit wenigen Worten rekapitulieren.

RUSSEGGER<sup>1)</sup> hält sie für Glasmassen.

O. FRAAS<sup>2)</sup> macht auf die im Innern weichen, aber mit einer harten Rinde versehenen Kalksteine Aegyptens aufmerksam und betrachtet als Ursache Verwitterung von innen nach außen unter dem Einfluß der seltenen Regengüsse, des beharrlichen Sonnenbrandes und des alle Gesteine durchdringenden und die Luft erfüllenden Chlornatriums.

v. ZITTEL<sup>3)</sup> beschreibt die Imprägnation der Sandsteine der libyschen Wüste, erwähnt deren bis zu 20—25 Proz. steigenden Gehalt an Eisenoxyd und Braunstein und zeigt, daß es in diesen Sandsteinen zur Bildung vollständiger Psilomelanknollen kommt, denen die Rinden der Sandsteine in ihrer Zusammensetzung ähnlich sind. Er spricht weiterhin die Rinden auf den Kalk- und Sandsteinen der Wüste als eine Verwitterungserscheinung an, welche hervorgebracht wurde durch die Oxydationen des vor-

1) RUSSEGGER, Jahrbuch f. Min. Geol. etc., 1838, S. 630.

2) FRAAS, O., Aus dem Orient. Stuttgart 1867, S. 199 ff.

3) v. ZITTEL, Beiträge zur Geologie und Paläontologie der libyschen Wüste. Palaeontographica, Bd. XXX, S. 58—59.



handenen Eisen- und Mangangehaltes unter Mitwirkung der Deflation und ihrer abtragenden und polierenden Eigenschaften.

J. WALTHER<sup>1)</sup>, welcher die eingehendste Schilderung der einschlägigen Verhältnisse giebt, nennt die Rinden wegen des Schutzes, den sie den Gesteinen gegen die Wirkung der Winderosion gewähren, Schutzrinden. Er macht auf die weite Verbreitung dieser Gebilde aufmerksam und zeigt, daß sie sich überall in der Wüste bilden und gebildet haben an Orten, welche von fließendem Wasser nie bespült worden sind, sogar auf Flächen, welche noch die Spuren altägyptischer Meiselhiebe tragen. Er ist der Ansicht, daß eine Mitwirkung von Wasser ausgeschlossen sei und macht darauf aufmerksam, daß nicht in allen Fällen eine Beziehung zwischen Eigenfarbe des Gesteins und zwischen Farbe der Rinde vorhanden ist. Fernerhin scheint es ihm wahrscheinlich, daß die Intensität der Färbung in irgend einer Beziehung zum Kieselsäuregehalt des Gesteins steht und daß wiederum nur bestimmte Modifikationen der Kieselsäure der Färbung besonders günstig seien, weil nämlich die weißen Verwitterungsrinden der Feuersteine nicht gefärbt sind. So spricht denn WALTHER die Ansicht aus, daß die Entstehung der Schutzrinde zurückzuführen bzw. abhängig sei einerseits von der Besonnung und andererseits von einem gewissen Kieselsäuregehalt des Gesteins. Der Mangan- und Eisengehalt stamme aber nur zum Teil aus dem Gestein selbst, zum anderen Teile aus dem Wüstenstaube, und das Wasser als Träger der Veränderungen werde ersetzt durch die intensive Hitze der Wüstenluft.

GOLDSCHMIDT<sup>2)</sup> sieht die Rindenbildung in der Entstehung eines Eisen- und Mangansilikates oder eines solchen, mit Oxyd gemischt, begründet.

OBRUTSCHEW<sup>3)</sup> beschreibt Rinden aus den Wüsten Centralasiens und zeigt, daß sie nur bei härteren Gesteinen, nicht aber bei weichen Thonen und thonigen Sandsteinen vorkommen. Auch er macht darauf aufmerksam, daß härtere Gesteinsteile dunkler gefärbt sind als weichere, oder daß die letzteren überhaupt nicht mit

1) WALTHER, l. c.

2) GOLDSCHMIDT, Ueber Wüstensteine und Meteoriten. Min. u. petrogr. Mitteil., 1895, Bd. XIV, S. 131—141.

3) W. OBRUTSCHEW, Ueber die Prozesse der Verwitterung und Deflation in Centralasien. Verh. russ. min. Ges. St. Petersburg (2) Bd. XXXIII, 1895, S. 229. Vgl. des Referat im N. J. f. Min. Geol. etc., 1897, Bd. II, S. 469.

einer Rinde überzogen sind. Er glaubt, daß sich die „Rinden auf Kosten des in den Gesteinen enthaltenen Eisens und der Kieselsäure bilden, welche mit noch nicht genauer erforschten Mitteln und Wegen auf die Oberfläche hinausgezogen werden“.

Aehnlich spricht sich R. SACHSSE<sup>1)</sup> gelegentlich der Untersuchung eines Dolomites vom Toten Meere aus, indem er erklärt, daß die Karbonatlösungen unter dem Einflusse der Insolation und Verdunstung an die Oberfläche gezogen würden und dort unter Freiwerden von Kohlensäure Eisen- und Manganoxydverbindungen absetzten.

Diesen beiden letzteren Erklärungen möchte ich entgegenhalten, daß einerseits nach WALTHER der Eisen- und Mangan-gehalt keineswegs immer aus dem Gestein selbst stammt und daß andererseits in den bis zu großer Tiefe so überaus trockenen Gesteinen der Wüste, welche zudem noch eine häufig sehr lockere oder gar sandige Beschaffenheit zeigen, ein Emporsteigen von Lösungen bis zur Oberfläche infolge Kapillarität kaum denkbar, bei lose und einzeln auf dem Sand oder Gestein liegenden Geröllen geradezu unmöglich ist.

Darin sind aber alle einig und auch ich bin damit einverstanden, daß wir es in den Rinden mit einer Neubildung von Mineralstoffen zu thun haben, welche in ihrem chemischen Bestand wesentlich von dem des bedeckten Gesteins abweichen. Auch sind wir alle darin einig, daß die Besonnung bei der Bildung eine Rolle spielt.

Den elementaren Bestandteilen nach haben wir es — soweit überhaupt chemische Untersuchungen möglich sind und vorliegen<sup>2)</sup> — mit Bildungen zu thun, welche wesentlich aus wechselnden Mengen von Mangansuperoxyd und Eisenhydroxyd bestehen und daneben noch einen schwankenden Gehalt an Kieselsäure, Thonerde, Phosphorsäure etc. besitzen.

Die Rinden können nun nur entstehen, wenn eine Umsetzung der vorhandenen Stoffe vor sich geht. Zum Zustandekommen einer solchen Umsetzung oder Reaktion ist es natürlich nötig, daß die betreffenden Stoffe entweder in gasförmigem oder in flüssigem Zustande vorhanden sind. Da aber die geringe Höhe der Temperatur in den Tropen — ich selbst habe in Kordofan

1) R. SACHSSE, Beiträge zur chemischen Kenntniss der Mineralien, Gesteine und Gewächse Palästinas. Ztschr. d. d. Palästina-Vereins, Bd. XX, 1897, S. 6.

2) s. WALTHER, l. c.

bei direkter Bestrahlung des Thermometers zwischen 60 und 70° C gemessen – den gasförmigen Zustand der Körper ebenso ausschließt, wie deren Schmelzung, so ist natürlich nur an das Wasser als lösendes Agens zu denken. Auch mein Herr Kollege WALTHER glaubt neuerdings, wie er mir mitzuteilen die Güte hatte, an die Mitwirkung von Wasser. Es ist nur die Frage, wie man sich die Herkunft dieses Wassers denkt. Aber nach den neueren Mitteilungen der Reisenden giebt es ja keine Gegend auf der Erde, wo nicht von Zeit zu Zeit einmal ein Niederschlag, und sei es auch nur Tau, fällt. Dieser Tau nun scheint mir, auch wenn er nur einmal nach Wochen oder Monaten fällt, die Hauptbedingung für die Bildung der Rinde zu sein. Da jedoch der Tau nur ein kurzes Dasein hat, ist es wesentlich, daß er eine stärkere Reaktionsfähigkeit auf die Gesteine besitzt, als es in gemäßigten Klimaten der Fall ist, um in dieser kurzen Zeit seiner Existenz eine auflösende oder ausziehende Thätigkeit auf das unterliegende Gestein oder den dasselbe bedeckenden Staub auszuüben. Diese besondere Fähigkeit scheint mir begründet in der Anwesenheit der Kohlensäure, welche, wie manche andere der atmosphärischen Luft beigemengte Gase oder wie die der Atmosphäre mechanisch beigemengten Salze, im Tau in größeren Mengen vorhanden ist als im Regen <sup>1)</sup>.

Es muß ferner die Möglichkeit einer schnellen Oxydation gegeben sein; diese aber wird, wie ich durch zahlreiche Versuche habe bestätigen können, durch die Anwesenheit gewisser Elektrolyte außerordentlich gesteigert. Zu diesen Elektrolyten, welche in der Wüstenluft vorhanden sind, gehört das überall in der Atmosphäre vorhandene salpetersaure Ammoniak <sup>2)</sup> und das in der Wüstenluft stets verbreitete Chlornatrium. Auf kohlen-saures Eisenoxydul üben verdünnte Lösungen dieser beiden Salze eine geradezu rapide Oxydationswirkung aus. Bei ca. 60—70° C

---

1) Der Nebel und Rauhref enthält nach den Untersuchungen BOUSSINGAULT's das 5—20-fache an Salpetersäure und Ammoniak gegenüber dem Regen. Siehe VAN BEBBER, Hygienische Meteorologie, Stuttgart 1895, S. 43.

2) Vergl. ebenda, sowie MÜNTZ und MARCANO, Comptes rendus, T. CVIII, S. 1062. Auch Ozon und Wasserstoffsuperoxyd können hier eine Rolle spielen. Von ersterem sind im Mittel 0,019 mg in 1 cbm Luft enthalten (mit einem Maximum im Sommer) und vom Wasserstoffsuperoxyd sind in 1 cbm 0,2 g enthalten (ebenfalls mit einem Maximum im Sommer). Siehe VAN BEBBER, S. 47 u. 49.



ist schon nach wenigen Stunden ein großer Teil des pulverförmigen Eisenspates unter Abscheidung von Eisenhydroxyd zersetzt. Aber auch andere Mineralien, wie Hornblende und Augit werden, nach wiederholtem Eindampfen mit diesen Lösungen bei ca. 60—70° C binnen wenigen Tagen unter Bildung von Eisenoxydhydrat deutlich angegriffen.

Diese Versuche erklären uns aber auch zugleich die Wirkung der tropischen Sonne. Sie wirkt wesentlich durch die Wärme, verstärkt so die zersetzende Wirkung der Lösungen und beschleunigt die Oxydationsvorgänge. Sie verhindert auch die Bildung wasserreicherer Zersetzungsprodukte.

Ich betrachte somit die Rinde der Wüstengesteine als Produkt der chemischen Verwitterung unter den besonderen Verhältnissen des tropischen Wüstenklimas und zerlege die Vorgänge folgendermaßen:

- 1) Imprägnation der Gesteinsoberfläche mit Tauwasser;
- 2) Auflösung und Zersetzung vorhandener Mineralien unter der erhöhten Wüstentemperatur;
- 3) Oxydation der Lösung unter Beihilfe der im Wasser gelösten salzigen Bestandteile der Luft;
- 4) Austrocknung und Krystallisation der neugebildeten Verbindungen durch die Sonne.

Daß dabei außer Eisen und Mangan eine ganze Reihe von anderen Bestandteilen mit in die Rinde aufgenommen werden, ist bei der Art ihrer Entstehung völlig natürlich, und der Umstand, daß an der Unterseite, d. h. der der Sonnenwärme nicht ausgesetzten Seite keine Rinde sich bildet, findet seine Erklärung darin, daß sich dort wegen der viel geringeren Temperaturunterschiede bei Tag und bei Nacht kein Tau absetzt und auch im Falle vorhandener Bergfeuchtigkeit die stark erhitzende Wirkung direkter Sonnenbestrahlung fehlt.

Ich habe jetzt nur noch auf einige besondere Verhältnisse und Fragen einzugehen, welche mit dem Vorkommen der Rinden in Zusammenhang stehen. Eine dieser Fragen lautet: Warum trifft man diese Rinde nur in den tropischen Wüsten und nicht in den Tropen überhaupt? Ich habe in den Savannen und Savannenwäldern Kordofans keine Spur davon gefunden, auch nicht an jenen Stellen, die so salzreich sind, daß die Eingeborenen dort nach Beendigung der Regenzeit ihr Kochsalz gewinnen.

Die Ursache des Fehlens der Rinde ist in der Häufigkeit der Regengüsse zu suchen, indem die Produkte der chemischen



Verwitterung entweder oberflächlich weggeführt werden oder mit dem Wasser in die Tiefe dringen. Sollte sich aber in der trockenen Jahreszeit ein dünner Ueberzug auf dem Gestein bilden, so würde er der zerstörenden Wirkung der tropischen Regen schnell wieder zum Opfer fallen. Aber die Bildung solcher Rinden dauert meist lange, sehr lange, hat doch WALTHER gezeigt, daß zwar die Kalksteine mit altägyptischen Meiselhieben eine leichte Bräunung zeigen, aber an den Graniten der Pyramiden ist keine Spur von Rinde. Weiter könnte man nun sagen: Mit der Häufigkeit des Taues muß die Dicke der Rinden zunehmen. Das wird im Anfangsstadium wirklich der Fall sein; jedoch nach einer gewissen Zeit, wenn nämlich die schützende Rinde eine gewisse Dicke erreicht hat, wird sie gar nicht mehr oder nicht mehr wesentlich wachsen, und nach Verlauf von langen Zeiträumen werden alle Rinden einander sehr ähnlich geworden sein.

Ein besonderes Interesse verdienen auch die Nummulitenkalke Aegyptens und Arabiens. Die Nummuliten allein sind dunkel, nahezu schwarz gefärbt, nicht bloß oben, sondern rund herum, wo sie nicht an dem Gestein haften. Ihre Umgebung ist durch die Winderosionen derart abgetragen, daß sie oft nur noch auf kleinen Stielen dem Gestein aufsitzen. WALTHER hat in der schwarzen Färbung der Nummuliten, in der Rindenbildung, die Ursache für den Widerstand gegen die Winderosionen zu sehen geglaubt. Ich bin entgegengesetzter Meinung. Wie bei uns die Versteinerungen aus den Kalksteinen herauswittern, also widerstandsfähiger sind als ihre Umgebung, so werden auch die härteren Nummuliten durch den erodierenden Sand aus dem Kalkstein sozusagen herauspräpariert und somit sind sie den rindenbildenden Verhältnissen viel, viel länger ausgesetzt, als der leicht abzuschleifende Kalkstein, bei dem es gerade infolge der rasch fortschreitenden Sanderosion gar nicht zur Rindenbildung kommen kann.

Was ich eben gesagt habe mit Bezug auf die Nummuliten und die sie beherbergenden Kalke, gilt nun auch mutatis mutandis für die verkieselten Kalke und die Kalke mit Einschlüssen von härteren Geröllen. Die verkieselten Stellen des Kalkes oder die härteren Gerölle setzen der Winderosion einen viel größeren Widerstand entgegen als ihre Umgebung. Darum kommt es bei ihnen zur Rindenbildung und bei ihrer Umgebung nicht.

Auch die Bildung einer harten, kaum gefärbten Rinde an den Kalksteinen, wie sie von FRAAS (l. c.) erwähnt wird, kann auf Grund des oben Erörterten ihre Erklärung finden. Der Kalk wird

an der Oberfläche von dem kohlenensäurehaltigen Tau gelöst. Die Lösungen durchtränken die obersten Schichten des Gesteins und verdunsten dann unter dem Einfluß der Sonnenbestrahlung, und damit füllen sich die Poren mit neu krystallisiertem, kohlen-sauerem Kalk, die Oberfläche verhärtet.

Nachdem ich so glauben kann gezeigt zu haben, daß in der That die dunkle Rinde der Gesteine in der Wüste weiter nichts als ein Produkt der chemischen Verwitterung unter den besonderen klimatischen Verhältnissen der Wüste ist, bleibt mir nur noch mitzuteilen, daß man diese Rinde auch künstlich nachahmen kann, indem man Gesteine mit einer Lösung von Eisenchlorid, Mangan-chlorid und etwas Kochsalz befeuchtet und dann wiederholt mäßig etwas über die Siedetemperatur des Wassers erwärmt. Noch vollkommener gelingt die Oxydation nach Zusatz von wenig salpeter-saurem Ammoniak. So habe ich Rinden auf Feuerstein, auf Quarz, auf Gneis, auf Sandstein hergestellt, welche von den natürlichen nicht zu unterscheiden sind. Ich bin mir dabei natürlich wohl bewußt, daß meine Versuchsanordnung nicht vollständig mit den natürlichen Verhältnissen übereinstimmt, aber sie unterscheidet sich davon wesentlich nur in quantitativer, nicht aber in qualitativer Hinsicht. Ich habe ja auch in Stunden und Minuten erreichen wollen, was die Natur in Tausenden von Jahren schafft.

# Der Süßwasserkalk im Pennickenthal bei Jena.

Von

**Erich Meyer,**  
stud. geol.

Mit 3 Figuren im Text.

---

Das Pennickenthal bei Jena durchströmt der „Fürstenborn“ in einer Länge von ca. 3 km, um sich beim Dorfe Wöllnitz, 350' unter dem Niveau der Quelle, in die Saale zu ergießen.

Diese kleine, in trockener Zeit gänzlich versiegende Wasserader, die auch nach starken Regenperioden heutigentags kaum 0,5 qm im Querschnitt erreichen mag, hat im Laufe der Jahre einen stellenweise 50—70 m breiten und über 10 m Mächtigkeit erreichenden Absatz von Süßwasserkalk gebildet, der etwa 100 m unterhalb der Quelle beginnt und fast bis zum Dorfe hinab durch 8 Steinbrüche und viele kleinere Gruben aufgeschlossen ist.

Da das Studium dieser Ablagerung auf recht anregende Fragen führt, so ist es vielleicht von allgemeinem Interesse, hier den Aufbau, das Alter und die fragliche Entstehung dieser Sinterbildungen eingehender zu betrachten<sup>1)</sup>.

## Aufbau und Alter.

Wie die meisten Seitenthälchen der Saale bei Jena, ist auch das Pennickenthal an seiner Mündung bis tief in den Röth des um-

---

1) An dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. J. WALTHER in Jena meinen wärmsten Dank aussprechen, der mir die Anregung zu der vorliegenden Arbeit gab, und bei meiner Unerfahrenheit in derartigen Untersuchungen mich in der wirksamsten und freundlichsten Weise durch Rat und That unterstützte.





Material von den Bergen herabgespült wurde, das sich seitlich anlagerte. Mit Sicherheit würden dieses Verhältnis erst Bohrungen erweisen. Jedenfalls berechtigt ein nur lokal nachgewiesenes Auflagern des Kalkes auf dem Löß uns noch nicht zu der Annahme, daß die ganze Kalkablagerung jünger sei als der Löß.

Das Längsprofil bestimmte ich durch ein rohes Nivellement. Es zeigt eine ausgesprochene Terrassenstruktur, doch so, daß auch noch das Planum jeder Stufe eine mehr oder minder große Neigung aufweist. Der Oberflächenform entspricht der Schichtenbau, nur ist hier die Neigung meist geringer, die Stufenform also noch ausgesprochener (Fig. 1).

Die Steinbrüche vom Dorfe bis zur Quelle habe ich mit den Buchstaben *A* bis *H*, die kleineren Gruben mit den Zahlen 1 bis 9 bezeichnet. Die Schichtenfolge springt besonders in den Mannewitz gehörigen Brüchen *B*, *C*, *D* und dem cañon-ähnlichen Graben, der *C* mit *D* verbindet, sehr klar in die Augen <sup>1)</sup> und läßt sich in annähernd gleicher Ausbildung dann mehr oder minder leicht in den übrigen Steinbrüchen wiedererkennen.

Hauptsächlich lassen sich folgende Schichten trennen (Fig. 2):

a) Gelber, geschichteter Kalk mit zahllosen Blattabdrücken; ca. 5 m mächtig. Nur in „*G*“ ist seine Sohle und noch 50 cm des ihn unterteufenden, ungeschichteten, knolligen Kalkes erschlossen. Von Schnecken fand ich hier an seiner Sohle:

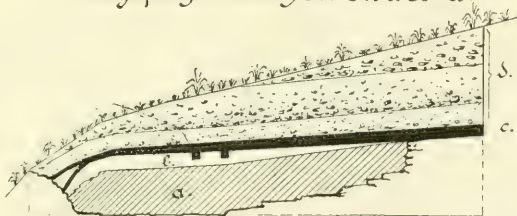
*Gulnaria ovata* DRP. und

*Succinea oblonga* DRP. <sup>2)</sup>.

In diesem geschichteten Kalke finden sich dünne, humosere Bänke. Unter ihnen fällt in Steinbruch *G* eine 2—3 dm mächtige,


Fig. 2.

Längsprofil durch die Stb. B.-D.



1) Einen Lageplan sowie die Profile der Steinbrüche und Gruben habe ich nebst einigen ergänzenden Bemerkungen und den gesammelten Fossilien in der geologischen Sammlung zu Jena deponiert.

2) Herr Dr. A. WEISS, Hildburghausen, hatte die Güte, mir diese, sowie die weiterhin aufgeführten Schnecken zu bestimmen.

weiche „kohleführende Schicht“ (Fig. 1, Signatur ) auf, der Holzkohlestückchen bis zu Nußgröße beigemischt sind, so daß sie stellenweise fast schwarz erscheint.

Diese Kohle macht die Anwesenheit des Menschen im Pennickenthal zu jener Zeit vielleicht wahrscheinlich. Scherben und andere Artefakte, wie sie in der gleich zu besprechenden „Kulturschicht“ C vorkommen, konnte ich freilich trotz mehrstündigen Suchens in der „kohleführenden Schicht“ nicht entdecken. Von Schnecken fanden sich daselbst:

*Helix* cf. *hortensis*, *incarnata* (cf. *Ehlota*) sp.,

*Vitrea crystallina*,

*Polita cellaria*, *radiatula*,

*Vallonia costata*, *pulchella*<sup>1)</sup>.

Diese Funde sind übrigens das Ergebnis einer nur flüchtigen, sehr unvollständigen Lese, nach Herrn Dr. A. WEISS „sind dieselben den recenten Conchylien der Gegend von Jena — soweit sie eine genaue Bestimmung zulassen — ähnlich; ausgestorbene oder ausgewanderte Arten sind bei den wenigen (gesammelten) Arten nicht vorhanden“.

b) Auf a lagert in einer durchschnittlichen Mächtigkeit von 2—3 m, stellenweise etwas discordant, ungeschichteter, schmutzig-weißer, teils mürbe-krümeliger, teils knolliger Kalk mit festeren Rohr- und Blätterbänken, und ebenso wie a durchzogen von dünnen, grauen, humoseren Schichten. Schnecken, die in ihm recht häufig, habe ich hier nicht gesammelt; von Pflanzen fanden sich: vorherrschend Blätter und Früchte der Eiche, daneben Spitzahorn, Buche, Linde, Haselnuß und Weißdorn (*Crataegus oxyacantha*<sup>2)</sup>), während man heute wohl im ganzen Thale vergeblich nach einer Eiche, Buche oder Linde suchen dürfte. — Bei fortgesetztem Sammeln könnte man auch hier jedenfalls die Zahl der gefundenen Species leicht bedeutend vermehren.

c) Es folgt eine 2–5 dm mächtige, fett-thonige, durch Holzkohle grau gefärbte „Kulturschicht“, in der man — besonders in den Mannewitzischen Steinbrüchen — geradezu massenhaft Säugetierknochen, prähistorische Scherben (darunter solche mit Nagelindrücken und solche mit Schnurverzierungen auf einem besonders aufgelegten Randstreifen) und andere Artefakte findet, als: Netz-

1) Vergl. Anm. 2 S. 339.

2) Bestimmt unter freundlichem Beistande von Herrn Garteninspektor RETTIG im botanischen Garten von Jena.

senker von schwach gebranntem Thon, ein Steinbeil<sup>1)</sup>, Feuersteinmesser<sup>1)</sup>, ein Stückchen Bronzenadel und durchbohrte Perlmutterplättchen von Unio; dazu kommen Quarzstücke, die nur der Mensch hierher gebracht haben kann, wahrscheinlich um sie zu seiner Töpferarbeit zu verwenden. Ebenso sicher weisen die vorhandenen Knochen, lauter Haus- und Jagdtieren angehörig, auf den Menschen hin.

Eine flüchtige Bestimmung derselben in der anatomischen Sammlung zu Jena ergab das Vorkommen von Pferd, Rind, Schaf, Hirsch, Schwein<sup>1)</sup> und Hund (oder allenfalls Wolf).

Besonders reichlich fanden sich die Knochenreste und Artefakte in cylindrischen Herdgruben, die aus der Kulturschicht direkt in den liegenden Kalk etwa 0,5 m tief hinabreichen, bei einem Durchmesser von 1,5 m. Schon Prof. KLOPFFLEISCH hat von solchen Feuerstätten im Pennickenthal gesprochen.

Sie scheinen am häufigsten in der Gegend der Steinbrüche *B* bis *D*, wo demnach die Hauptansiedelung der damaligen Thalbewohner gelegen haben muß, wofür auch die massenhafte Anreicherung von Knochen und Artefakten an dieser Stelle spricht. Doch findet man auch in *E* eine solche Grube angeschnitten, und das sehr häufige Vorkommen von Scherben und Kohle, das die Identifizierung der Kulturschicht bis hinauf in die obersten Steinbrüche ermöglicht, gestattet wohl den Schluß, daß die oberen Teile des Thales, wenn auch spärlicher, ebenfalls bewohnt waren.

Zwei während des Juli 1899 in Steinbruch *C* neu aufgedeckte Herdgruben waren im unteren Teile erfüllt von kopfgroßen Steinen und Holzkohle, im oberen Teile herrschte ein sehr fetter Thon mit Knochenresten und Scherben vor.

Die genannten Funde ermöglichen eine recht genaue Altersbestimmung der Kulturschicht.

Nach Herrn Prof. VERWORN fällt ihre Ablagerung in den Ausgang der jüngeren Steinzeit. Auf das Nahen der Bronzezeit<sup>2)</sup> deutet nämlich, wie er die Freundlichkeit hatte mir mitzuteilen, die vorgeschrittene Technik, welche sich in dem aufgelegten Rande einer der Scherben zeigt, besonders aber die Bronzenadel hin.

Zur Identifizierung der Kulturschicht in den oberen Steinbrüchen und Gruben habe ich das Vorkommen von Scherben be-

---

1) Die so bezeichneten Fossilien wurden von Herrn Prof. VERWORN gesammelt, die übrigen von mir.

2) Etwa 1500 v. Chr.

nutzt; denn Holzkohlen findet man nicht allein in dieser Schicht, sondern auch zerstreut in den liegenden Kalken ziemlich häufig; und andere Artefakte nebst Säugetierknochen habe ich nur in den Steinbrüchen *B—D*, letztere auch in *A* gefunden.

Von den sehr zahlreichen Schnecken habe ich nur gelegentlich ein paar aus *A* mitgenommen; es waren:

*Helix incarnata*, *obvoluta*, *arbustorum* var. *depressa*,

*Torquilla* sp.,

*Succinea* sp.,

*Hyalina cellaria*,

*Clausilia* sp.,

*Patula rotundata* <sup>1)</sup>.

d) Auf der Kulturschicht lagert zum Teil direkt, zum Teil durch eine dünne Sinterschicht getrennt, oft in mehrfachen, deutlich abgegrenzten Lagen eine bis zu 6 m Mächtigkeit (Steinbruch *D*) erreichende Schottermasse, offenbar Bergsturzmaterial von den umgebenden Muschelkalkhöhen, das sich aus kantigen Steinen von Erbsen- bis Faustgröße (selten größeren Blöcken) und einem lehmigen Bindemittel zusammensetzt. Die Sohle jeder Lage bildet gröberer Schotter, dann ist allmählich immer feineres Material nachgespült und aufgelagert, bis wahrscheinlich ein neuer Bergsturz neue Massen groben Gerölls in Bewegung setzte.

Das Alter der gesamten Ablagerung dürfte, wie auch Herr Dr. A. WEISS annimmt, nicht über das Altalluvium hinausgehen. Mit der Kulturschicht würden wir dann in die Uebergangsperiode von der neolithischen zur Bronzezeit gelangen; und die auflagernden Schottermassen sind somit trotz ihrer lokalen Mächtigkeit ganz junge Bildungen.

Noch heute dauert in dem Bachbette die Sinterbildung fort, und die Schnelligkeit, mit der Algen, Moose und hineinhängendes Gras von dicken Krusten umhüllt werden, überzeugt uns, daß unter gleich bleibenden Bedingungen eine verhältnismäßig kurze Zeit zur Bildung einer solchen Ablagerung genügt. Um hier wenigstens einen ungefähren Anhalt zu gewinnen, legte ich auf Herrn Prof. WALTHER's Rat Schieferplättchen von 5 × 6 cm Größe im Bachbette vom 5. Juli bis zum 27. August aus und erhielt folgende Beobachtungsreihe:

---

1) Vergl. Anm. 2 S. 339.



No.	Ent- fernung von der Quelle in m	Wassertemperatur		Auf der Ta- fel abgesetz- ter kohlen- saurer Kalk in g	Bemerkungen
		den 6. Aug. 1899 mit- tags 1h bei 29° C Luft- temperatur	den 7. Aug. morgens bei Sonnenauf- gang u. 16° Lufttemp.		
1	90	9,7°	9,4°	0,01	Beginn des Absatzes
2	340	10,2°	—	0,05	bei <i>H</i>
3	460	—	—	0,7	—
4	580	11,1°	—	1,5	oberhalb <i>G</i>
5	840	12,3°	10,0°	7,6	unterhalb <i>G</i>
6	930	—	—	7,1	—
7	1190	13,5°	10,2°	3,5	bei <i>F</i>
8	1600	12,3°	10,7°	3,3	zwischen <i>E</i> u. <i>D</i>
9	1950	—	—	4,4	unterhalb <i>B</i>
10	2050	13,0°	11,2°	5,6	oberhalb <i>A</i>

Diese dürftigen Beobachtungen zeigen wenigstens, wie abhängig das Ausfallen des Kalkes von der Höhe der Wassertemperatur ist, direkt oder indirekt. Die geringe Kalkmenge der Tafel 7 erklärt sich vielleicht aus dem ungünstig gewählten Platz (unter einer Brücke), die geringe Temperatur unterhalb wird veranlaßt durch das Zuströmen einer starken Quelle zwischen No. 7 und No. 8. Sie besaß die Temperatur von 10,5° und drückte die Wassermenge an jenem warmen Tage bei der Einmündungsstelle von 14,0° auf 12,0° herab. Einer Altersschätzung auf Grund dieser Daten, welche etwa 10 000 Jahre als Maximum für die ganze Kalkbildung ergeben würde, indem man 1 mm geringsten Jahresniederschlag annehmen könnte, ist wohl kein Wert beizulegen; doch mag diese Zahl zur ungefähren Orientierung hier genannt sein.

### Entstehung der Kalkablagerung.

Die Frage nach der Entstehung dieser Sinterbildungen stößt auf einige Schwierigkeiten.

Am natürlichsten scheint zunächst die Annahme, der gelbe, geschichtete Kalk habe sich in Teichen auf den verschiedenen Terrassenstufen niedergeschlagen, zumal man sonst die Breite der Ablagerung bei der Geringfügigkeit des Wasserlaufes zunächst nicht begreift; denn auch früher konnte dieser bei der Beschränk-

heit des Niederschlagsgebietes kaum viel mächtiger sein. Dennoch muß diese Ansicht einer genaueren Betrachtung und Messung weichen.

Mit ihr im Widerspruch steht das auf allen Terrassen ziemlich gleiche Einfallen der geschichteten Kalke nach der Saale zu, das schwerlich auf spätere, tektonische Bewegungen zurückführbar

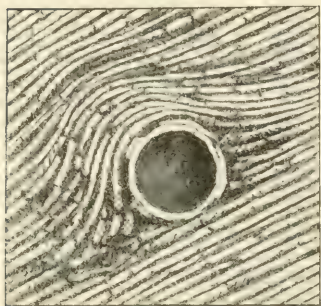


Fig. 3.

ist. Es sind zudem fast überall die unteren Enden der Terrassenstufen durch Steinbrüche erschlossen. Man müßte hier also die Kalkschichten am ehemaligen Teichstrande auskeilen sehen, was nirgends der Fall ist. Endlich liefert einen sehr schlagenden Gegenbeweis Steinbruch *G*, wo man rechts und links nicht nur das schönste Profil durch eine (den ganzen Steinbruch durchquerende) Kaskade, sondern auch deren Ursache, einen gestürzten Baum, erblickt (Fig. 3).

In einem Teiche aber konnte ein gefallener Baum keine derartige Kaskadenbildung erzeugen. Daß vollends der ungeschichtete Kalk und die Kulturschicht nicht in Teichen zum Absatz kamen, zeigt schon ein bloßer Blick auf das Längsprofil von Steinbruch *A*, *B* und *C* (Fig. 2), wo man diese Schichten im Bogen nach der folgenden Terrasse zu abfallen sieht.

Annehmbarer, wenn auch vielleicht noch nicht in allen Stücken befriedigend, scheint mir der folgende Erklärungsversuch:

Heutzutage fließt der Bach in einem künstlichen Bette, das öfters geräumt werden muß, wenn es der Kalkabsatz nicht ausfüllen soll. Gesähete dies, so würde der Bach, gleich einigen unbedeutenden Quellen des Thales, sein Wasser stark ausbreiten und in dünner Schicht, weit langsamer als jetzt durch Gras und Moos sickern, sich dabei stark erwärmen und mehr Kalk absetzen, als es jetzt der Fall ist. Bald würde sich ein flacher Rücken bilden, das Wasser würde seitlich seinen Weg suchen und so in wechselndem Laufe allmählich eine breite Ablagerung bilden, ohne daß wir uns größere Teiche auf den einzelnen Stufen zu denken hätten. Am Ende jeder Stufe würde sich eine kleine Kaskade bilden, und es könnte hier wohl auch ein lokales Einschneiden des Bachbettes in den früher gebildeten Sinter erfolgen (wie heute bei der künstlichen Kaskade in Steinbruch *D*).

Den geschilderten Zustand glaube ich für das Pennickenthal annehmen zu müssen, ehe der Mensch hier eingriff.

Die verschiedenen Kalkfacies kann vielleicht schon die Annahme einer wechselnden Vegetation erklären: die gelben, geschichteten Kalke scheinen in einem Laubwalde abgesetzt zu sein, wo Moos und Kräuter zurücktraten und abgefallenes Laub reichlich den Boden deckte. Dieses wurde überrieselt und gab Anlaß zu der plattig-blättrigen Struktur des Sinters.

Dann eroberten, wie es scheint, Moose und mit der von ihnen zurückgehaltenen Feuchtigkeit auch Rohr und andere wuchernde Sumpfgewächse das Terrain. In dieser schwammigen Masse kam die Blätterung des Kalkes nicht mehr zum Ausdruck, es bildeten sich die krümeligen, unregelmäßigen Tuffe, wohl mit lokalen Blattanhäufungen und durchzogen von humoseren Schichten, doch nicht von geschichteter Struktur, sondern meist krümelig und knollig ausgebildet.

Der Mensch mag während seiner Anwesenheit dem Bache dann ein festes Bett gegeben oder auch allein durch die Anhäufung von Abfällen Gelegenheit zur Entstehung der fetten, thonigen und nicht so kalkreichen Kulturschicht gegeben haben.

Später mag auch das lockere Bergsturzmaterial, durch welches das Wasser sickerte, mit dem es seinen Kalkabsatz mischte, eine deutliche Schichtung verhindert haben, doch nicht ohne Mitwirkung eines wuchernden Moosteppichs, der in seinem filzigen Gewebe sowohl den chemischen, wie den mechanischen Absatz auffing.

Die Analyse eines unreinen, ungeschichteten Kalkes von der Sohle des Steinbruches A ergab 91 Proz. in verdünnter Salzsäure lösbarer Substanz (wohl ziemlich ausschließlich  $\text{CaCO}_3$ ) und 2 Proz. Humus (als Glühverlust des Rückstandes); als Rest blieben 7 Proz. lehmiger Substanz<sup>1)</sup>. Eine Analyse des recenten Kalkes, der sich im Bachbett an flottierende Algen und etwas Moos angesetzt hatte, ergab die entsprechenden Zahlen: 93—94, 2—3 und 4.

Unter dem Mikroskop war der Anblick der stark doppel-

---

1) Gerade an dieser Stelle unterliegt — wie mir leider erst später klar wurde — der Absatz besonderen Bedingungen, es ist eine Art Strudeloch unterhalb der großen Kaskade des Steinbruches A, in dem sich alle im Wasser mitgeführten Stoffe natürlich in wirrem Gemenge absetzten. Gerade diese Analyse erlaubt also keine Schlüsse auf die bei ruhigem Rieseln abgesetzten Kalke.

brechenden Pflanzenfasern und Körnchen, die nach Auflösung des Kalkes in Salzsäure zurückgeblieben waren, bei beiden Proben der gleiche, nur daß einmal die Körnchen, das andere Mal die Fasern vorherrschten.

Ob die hier versuchte Erklärung für die Entstehung des Sinters die richtige, besonders ob sie genügt, um die stellenweise chaotische Lagerung des ungeschichteten Kalkes zu begründen, kann ich nicht sagen. Die wenigen Untersuchungen, welche meine beschränkte Zeit erlaubte, sind zu einer sicheren Beantwortung der angeregten Fragen ungenügend. Auch mangeln mir Erfahrungen über ähnliche Ablagerungen an anderen Orten. Eine Entscheidung könnte hier nur durch eine große Zahl genauer Analysen und durch eine vollständigere Sammlung der Fossilien bewirkt werden.

Der Zweck dieses Aufsatzes war der, die betreffenden Fragen aufzuwerfen, sie etwas näher zu beleuchten und im glücklichsten Falle jemand, der etwa ein ähnliches Gebiet behandelt, zu ihrer definitiven Beantwortung anzuregen.

---

### Berichtigung

zu den „Untersuchungen über den Herzschlag der Salpen  
von L. S. SCHULTZE“:

Der Visceralkanal (*v. c.*) in Taf. IX Fig. 2 entspringt nicht direkt vom Herzen, sondern ist an die etwas tiefer gelegene, nach rechts abgehende Fortsetzung des Truncus branchio-visceralis (*tr. br.-v.*) ununterbrochen anzuschließen.



## Fauna Arctica.

Eine Zusammenstellung der arktischen Tierformen, mit besonderer Berücksichtigung des Spitzbergen-Gebietes auf Grund der Ergebnisse der Deutschen Expedition in das Nördliche Eismeer im Jahre 1898.

Unter Mitwirkung zahlreicher Fachgenossen herausgegeben von  
**Dr. Fritz Römer** und **Dr. Fritz Schaudinn**  
in Frankfurt a. M. in Berlin.

### Erste Lieferung.

Mit 7 Tafeln, 2 geograph. Karten und 12 Abbildungen im Text.  
1900. Preis: 25 Mark.

### Zweite Lieferung.

Mit 1 Tafel, 1 Kartenskizze und 18 Abbildungen im Text.  
1900. Preis: 15 Mark.

### Inhaltsverzeichnis.

W. Kükenenthal, Die Wale der Arktis.  
Caesar Schaeffer, Die arktischen und subarktischen Collembola.  
James A. Grieg, Die Ophiuriden der Arktis.  
W. Weltner, Die Cirripeden der Arktis.  
F. Doflein, Die dekapoden Krebse der arktischen Meere.

Soeben erschien:

### Dritte Lieferung.

Mit 2 Tafeln und 19 Abbildungen im Text.  
1900. Preis: 18 Mark.

### Inhaltsverzeichnis.

Hans Lohmann, Die Appendicularien.  
Walter May, Die arktische, subarktische und subantarktische Aleyonaceenfauna.  
Carl Zimmer, Die arktischen Cumaceen.  
Ludwig Hubert, Arktische Seesterne.  
Olaf Bidentkap, Die Bryozoen. I. Teil: Die Bryozoen von Spitzbergen und König-Karls-Land.

---



## Von den Antillen zum fernen Westen.

Reiseskizzen eines Naturforschers  
von

**Dr. Franz Doflein**

in München.

Mit 87 Abbildungen im Text. 1900. Preis: brosch. 5 Mark, elegant geb. 6 Mark 50 Pf.

 Bei der Spärlichkeit der deutschen Reiseliteratur über Westindien wird dieses Werk ganz besonderes Interesse erregen. Es giebt in vornehmer Ausstattung und textlicher Gediegenheit kenntnisreiche Schilderungen von Land und Leuten, von Flora und Fauna, von Natur und sozialen Zuständen in Westindien und Kalifornien und bietet ausserordentlich viel Wissenswerthes. 

---

## Die Entwicklung der Biologie im 19. Jahrhundert.

Vortrag auf der Versammlung deutscher Naturforscher zu Aachen  
am 17. September 1900 gehalten von

**Oscar Hertwig,**

Direktor des anatomisch-biologischen Instituts der Berliner Universität.

Preis: 1 Mark.

# Oswald Weigel, Leipzig, Königsstrasse 1.

Special-Antiquariat für naturwissenschaftliche Literatur.

Kataloge gratis und franko.

- N. F. 87. **Zoologie, Palaeontologie, Mineralogie** (Bibl. F. v. Hauer).  
4947 Nummern.
- „ 92. **Mathematik, Astronomie, Physik, Chemie.** 964 Nummern.
- „ 93. **Zoologie** (incl. Palaëozoologie). 5380 Nummern.
- „ 94. **Philosophie, Paedagogik.** 1985 Nummern.
- „ 95—97. **Botanik** (Bibl. O. Boeckeler, J. Lange, J. Forssell).  
95. Phanerogamae Florae. 3889 Nummern. — 96. Botanica historica,  
generalis et systematica. 1872 Nummern. — 97. Cryptogamae. 2277  
Nummern.

Verlag von **Gustav Fischer in Jena.**

## Zellen-Studien.

Von

**Theodor Boveri,**

Professor an der Universität Würzburg.

Heft 4: **Ueber die Natur der Centrosomen.**

Mit 8 lithogr. Tafeln und 3 Textfiguren. Preis: 15 Mark.

## Anthropologie

als Wissenschaft und Lehrfach.

Eine akademische Antrittsrede

von

**Dr. Rudolf Martin,**

a. o. Professor der Anthropologie an der Universität Zürich.

Preis: 80 Pf.

## Paläontologische Abhandlungen.

Herausgegeben von

**W. Dames und E. Koken.**

**Neue Folge. Vierter Band.**

(Der ganzen Reihe achter Band.)

1. Kaunhowen, F., Die Gastropoden der Maestrichter Kreide. Mit  
13 Tafeln. Preis: 25 Mark.
2. Tornquist, A., Der Dogger am Espinazito-Pass, nebst einer Zu-  
sammenstellung der jetzigen Kenntnisse von der argentinischen  
Juraformation. Mit 10 Tafeln, 1 Profilskizze und 1 Textfigur.  
Preis: 22 Mark.
3. Scupin, Hans, Die Spiriferen Deutschlands. Mit 10 Tafeln, 14 Abbil-  
dungen im Text und einer schematischen Darstellung.  
Preis: 28 Mark.

6692.

Jenaische Zeitschrift  
für  
**NATURWISSENSCHAFT**

herausgegeben  
von der  
medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft  
zu Jena.

---

**Fünfunddreissigster Band.**

Neue Folge, Achtundzwanzigster Band.

Viertes Heft.

Mit 6 Tafeln und 6 Figuren im Text.

---

Inhalt.

- JERKE, MAX, Zur Kenntnis der Oxyuren des Pferdes. Mit Tafel XII und 4 Figuren im Text.  
v. LINSTOW, Helminthen von den Ufern des Nyassa-Sees, ein Beitrag zur Helminthen-Fauna von Süd-Afrika. Mit Tafel XIII u. XIV.  
KELLY, AGNES, Beiträge zur mineralogischen Kenntnis der Kalkausscheidungen im Tierreich. Mit Taf. XV und 2 Figuren im Text.  
SÜSSBACH, SIEGMUND, Der Darm der Cetaceen. Mit Tafel XVI und XVII.  
Jahresbericht der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena für das Jahr 1900 erstattet von JOHANNES WALTHER.

---

Preis: 12 Mark.

A  
J e n a ,

Verlag von Gustav Fischer.  
1901.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

# Zellen-Studien.

Von

**Theodor Boveri,**

Professor an der Universität Würzburg.

Heft 4: Ueber die Natur der Centrosomen.

Mit 8 lithogr. Tafeln und 3 Textfiguren. Preis: 15 Mark.

# Von den Antillen zum fernen Westen.

Reiseskizzen eines Naturforschers

von

**Dr. Franz Doflein**

in München.

Mit 87 Abbildungen im Text. 1900. Preis: brosch. 5 Mark, elegant geb. 6 Mark 50 Pf.

Kölnische Volkszeitung. 1901. No. 77:

Anregend und auch für weitere Kreise interessant sind die Reiseskizzen des jungen Zoologen **Franz Doflein**, der uns von den Antillen zum fernen Westen geleitet. Die von ihm geschilderten Gebiete Martiniques, der kleineren Antillen und der kalifornischen Küste sind von deutschen Reisenden nur selten besucht worden, und namentlich haben die westindischen Inseln in der neueren deutschen Litteratur keine Darstellung erfahren. Verfasser giebt überall möglichst in sich abgeschlossene Naturbilder, wobei das Interesse des fein beobachtenden Zoologen überwiegt. Das ansprechende Buch ist mit Reproduktionen vieler vom Verfasser aufgenommener Photographien geschmückt.

Hamburger Nachrichten 1901, vom 31./1:

... Der Stil ist sehr gefällig, frei von gelehrten Redewendungen oder schwulstigem Phrasentum, auch ein wichtiges Moment, um einem Reisewerk einen grossen Freundeskreis zu schaffen. Mit einer warmen Empfehlung, die wir dem Werke mit auf seinen Weg geben, halten wir aber um so weniger zurück, da wir der Ueberzeugung sind, dass ein Jeder, der in unterhaltender und dabei doch belehrender Form sich über ferne Gegenden zu unterrichten wünscht, in dem Doflein'schen Buche das finden wird, was er wünscht.

# Fauna Arctica.

Eine Zusammenstellung der arktischen Tierformen, mit besonderer Berücksichtigung des Spitzbergen-Gebietes auf Grund der Ergebnisse der Deutschen Expedition in das Nördliche Eismeer im Jahre 1898.

Unter Mitwirkung zahlreicher Fachgenossen herausgegeben von

**Dr. Fritz Römer** und **Dr. Fritz Schaudinn**

in Frankfurt a. M.

in Berlin.

## Erster Band.

Mit 10 Tafeln, 2 geographischen Karten, 1 Kartenskizze und 49 Abbildungen im Text.  
Preis: 58 Mark.

**Inhaltsverzeichnis:** Fritz Römer und Fritz Schaudinn, Einleitung, Plan des Werkes und Reisebericht. Franz Eilhard Schulze, Die Hexactinelliden. Johannes Thiele, *Proneomenia thulensis* nov. spec. Otto von Linstow, Die Nematoden. Hubert Ludwig, Arktische und subarktische Holothurien. W. Kükenthal, Die Wale der Arktis. Caesar Schaeffer, Die arktischen und subarktischen Collembola. James A. Grieg, Die Opbiuriden der Arktis. W. Weltner, Die Cirripeden der Arktis. F. Doflein, Die dekapoden Krebse der arktischen Meere. Hans Lohmann, Die Appendicularien. Walter May, die arktische, subarktische und subantarktische Alcyonaceenfauna. Carl Zimmer, Die arktischen Cumaceen. Ludwig Hubert, Arktische Seesterne. Olaf Bidekap, Die Bryozoen. I. Teil: Die Bryozoen von Spitzbergen und König-Karls-Land.



# Zur Kenntnis der Oxyuren des Pferdes.

Von

**Max Jerke,**

Assistent am Vet.-Institut der Universität Jena.

Mit Tafel XII und 4 Figuren im Text.

## I. Die Unterscheidung der Arten *Oxyuris curvula* und *Oxyuris mastigodes*.

Einem jeden, der sich eingehender mit dem Studium der tierischen Parasitologie der Haustiere befaßt, wird es auffallen, wie wenig bisher über die Biologie der Parasiten des Pferdes bekannt ist. Während beim Rind, Schaf und Schwein der Genuß des Fleisches, beim Hunde der enge Verkehr mit dem Menschen und die daraus entstehenden Gefahren schon frühzeitig Veranlassung gewesen sind, sich eingehender mit den Schmarotzern dieser Haustiere zu beschäftigen, besonders nachdem bei diesen Tieren auch für den Menschen schädliche Parasiten nachgewiesen waren, lag beim Pferde um so weniger Anlaß vor, als bisher bei ihm ein für den Menschen gefährlicher Parasit nicht aufgefunden wurde, auch die Schmarotzer des Pferdes nur in seltenen Fällen eine direkte Gefahr für das Wirtstier hervorrufen. Hinzu kommen mag vielleicht auch das verhältnismäßig teure Versuchsmaterial, sowie das umständliche Arbeiten mit demselben. Dieses alles mag dazu beigetragen haben, daß von keinem einzigen Parasiten des Pferdes die Entwicklungsgeschichte vollständig bekannt ist, nicht einmal von den so häufigen *Ascaris megalocephala* und *Strongylus armatus*. Es ist daher erklärlich, daß von den Oxyuren bisher nur die relativ häufige *O. curvula* genauer beschrieben war, aber auch sie noch oft mit der noch nicht untersuchten *O. mastigodes* zusammengeworfen wurde, und daß die Entwicklungsgeschichte beider Arten noch vollständig in Dunkel gehüllt war.

Bekannt sind bisher 3 Arten von Oxyuren, die den Blind- und Grimmdarm des Pferdes bewohnen. Führen wir zur Orien-

tierung die Beschreibung an, die NEUMANN 1892 in seinem „Traité des maladies parasitaires etc.“, einem der vorzüglichsten Werke über Haustierparasiten, das wir zur Zeit besitzen, gegeben hat<sup>1)</sup>.

1) *Oxyuris curvula* (RUD.). „Man trifft fast ausschließlich das Weibchen an. Es ist 40—50 mm lang und in seinem vorderen Teile gekrümmt, in seinem hinteren mehr oder weniger pfriemenförmig. Die Vulva ist ungefähr 10 mm von der Mundöffnung entfernt. Die Eier sind oval, 80—95  $\mu$  lang und 40—45  $\mu$  breit, asymmetrisch und tragen an einem Ende, das abgestumpft ist, eine Art von Deckel. Bei dieser Art ist der Kopf nicht mit seitlichen Flügelfortsätzen versehen; der Mund zeigt 3 große abgerundete Lippen, deren jede 2 Wärzchen umhüllt; ferner 6 Papillen, die in 2 Gruppen diametral gegenübergestellt sind. — Das sehr seltene Männchen ist zuerst von RAILLIET beschrieben worden. Es ist 9—12 mm lang und sein hinteres abgestutztes Ende mit mehreren Papillen versehen, wovon die längsten eine Art von entwickelter Schwanzbursa tragen. Das Spiculum ist gerade, dünn und sehr spitz.“

„*O. curvula* findet sich in der Länge des Dickdarms der Pferde; aber nach G. COLIN ist sein gewöhnlicher Aufenthalt die Zwerchfellskrümmung des Grimmdarmes. Man sieht es manchmal teilweise aus dem After hervorragen, an dessen Rand es befestigt ist, oder man trifft es wohl auch an den Kotballen. Man schreibt ihm dieselben Wirkungen zu, wie *O. vermicularis* des Menschen, d. h. Afterjucken und Afterzwang; der Rand des Anus ist oft gerötet und geschwollen. Aber im allgemeinen scheint dieser Wurm ziemlich harmlos zu sein. PFLUG hat indessen berichtet, daß er einen durch die Embryonen von *O. curvula* verursachten, sehr juckenden Hautausschlag bei einem Pferde beobachtet habe. Man weiß nichts über seine Wanderungen, noch ob er gezwungen ist, solche zu unternehmen.“

2) *Oxyuris mastigodes* (NITSCH). „Diese Art, schon von DELAFOND gesehen, ist zuerst von NITSCH beschrieben worden, hierauf von FRIEDBERGER in dem Kote eines Pferdes angetroffen. BLAISE in Algier und CONDAMINE in Frankreich haben sie auch unter denselben Bedingungen gefunden. Es sind hauptsächlich die Weibchen, welche sich durch ihre Länge von 13—15 cm von denen von *O. curvula* unterscheiden. Der lange, dünne und glatte Schwanz ist 3- oder 4mal so lang als der Körper. Der Mund ist rund und nackt, die Haut fein quergestreift. Die Farbe ist bräunlich durch die Eier, die den vorderen angeschwollenen Teil erfüllen. Die ovoiden, länglichen Eier schließen bisweilen einen schon entwickelten Embryo in sich. — Nach RAILLIET ist *O. mastigodes* nur eine anormale Form von *O. curvula*, ein einfacher Fall von Dimorphismus der Weibchen (in litt.).“

1) Den genauen Titel dieses Werkes und der weiterhin citierten Arbeiten anderer Autoren findet man in dem Litteraturverzeichnis am Ende dieser Arbeit.

3) *Oxyuris vivipara* (PROBSTMAYER). „PROBSTMAYER und PERRONCITO haben unter dem Namen *O. vivipara* Würmer beschrieben, die in sehr großer Zahl (zu Millionen sagt PERRONCITO) in dem Blind- und Grimmdarm des Pferdes vorkommen. Nach RAILLIET soll es nur eine Rabdonemaart sein. Es sind kleine weibliche Würmer, die sehr den Oxyuren gleichen. Die Länge beträgt 2,5 mm, die Breite 0,40—0,80 mm. Der Uterus enthält nur wenige Eier, die Embryonen in den verschiedensten Entwicklungsstufen in sich zeigen.“

Das ist eine Zusammenfassung des Wesentlichen, was wir bisher über die Oxyuren des Pferdes wissen. Meine Untersuchungen erstrecken sich nur auf die beiden großen Oxyurisarten des Pferdes, *O. curvula* und *O. mastigodes*, da es mir leider nicht gelang, trotz häufiger Untersuchung von Blinddärmen, *O. vivipara* aufzufinden, außerdem von FIORENTINI eine Arbeit über diesen Parasiten erschienen ist (siehe das Litteraturverzeichnis).

Ich beschreibe bei beiden Arten zunächst die Weibchen, während die Männchen in einem späteren Abschnitte gesondert beschrieben werden sollen.

Beginnen wir mit der älteren Art, mit *Oxyuris curvula*.

*Oxyuris curvula* ist wahrscheinlich schon seit langer Zeit bekannt; wir finden sie zuerst in der Litteratur erwähnt in dem Werke von GOEZE „Naturgeschichte der Eingeweidewürmer tierischer Körper“, und zwar unter dem Namen *Trichocephalus equi*, 1782. Dieser Name wurde dann durch ZEDER 1803 in seiner „Einleitung zur Naturgeschichte der Eingeweidewürmer“ in *Mastigodes equi* umgewandelt. Jedoch auch dieser Name blieb nicht für die Dauer. RUDOLPHI gab ihr in seiner „Entozoorum synopsis“, Berolini 1819, den noch heute gebräuchlichen Namen *Oxyuris curvula*, wegen der Eigentümlichkeit, den Körper nach Verlassen des Wirtstieres zu krümmen. GURLT in seiner „Pathologischen Anatomie der Haussäugetiere“ beschreibt zum ersten Male ein angebliches Männchen, das ihm von MEHLIS übersandt war, jedoch in Wirklichkeit ein junges Weibchen mit hervorstülptem After darstellt. Die Länge der geschlechtsreifen Weibchen giebt er auf 1—3 $\frac{1}{2}$  Zoll (21—90 mm) an. Eine gute Beschreibung von *O. curvula* liefert dann im Jahre 1845 DUJARDIN. Er beschreibt die Haupttringel, die nach ihm in Abständen von 0,037—0,045 mm sich um den Körper herumziehen, und sieht schon die Scheidung der Mundhöhle vom Pharynx durch 3, wie er sagt, „Borstengruppen“. Der Darm ist ungleich dick, viel

kürzer als der Körper, und der After liegt eine Strecke vor dem eigentlichen dünnen Schwanzteil. Das Männchen hat er nicht gesehen. Die Länge des Weibchens giebt er auf 29 mm an, die Dicke auf 1,5 mm, die Schwanzlänge auf 6,5 mm; also Maße, wie sie für ein junges, noch nicht ausgewachsenes Weibchen gelten. Die Vagina ist 8 mm vom Mund entfernt, der Uterus einfach, mit 2 Ovarien. Die Eier sind 0,094 mm lang und 0,045 mm breit.

Im Jahre 1851 veröffentlicht DUJARDIN ferner eine eingehende Beschreibung des Verdauungskanales. *O. curvula* nährt sich nach ihm, im Gegensatz zu anderen Parasiten, die flüssige Nahrung aus den Darmwänden des Wohntieres aufnehmen, nur von festen Pflanzenteilen, und zwar sucht es sich die halbzersetzten Ueberreste der Gräser aus, die das Wohntier als Nahrung aufgenommen hat. Hierzu besitzt es einen Tastapparat, der am Boden der Mundhöhle und am Uebergang zum Pharynx sich befindet, und zwar beschreibt er als solchen 3 hornartig gekrümmte Leisten, auf denen, wie die Zähne eines Kammes, eine Reihe von einspitzigen oder gespaltenen Borsten stehen, in deren Mitte sich eine keulenförmige Papille erhebt, deren Endrand wieder mit feinen Härchen besetzt ist. Der Pharynx hat die Gestalt eines Stempels und ist an beiden Enden erweitert. Die innere Höhlung zeigt die Form eines dreiseitigen Prismas und ist mit einer widerstandsfähigen Membran ausgekleidet, welche quere Leisten und Vertiefungen aufweist. Im hinteren Bulbus befinden sich zahlreiche wellenförmige Falten gleich den Kerben einer Feile. Die äußere Mundöffnung ist nach seiner Beschreibung sechseckig und mit 4 Papillen versehen.

Nach ihm hat SCHNEIDER 1866 in seiner „Monographie der Nematoden“ Untersuchungen über das Weibchen von *O. curvula* angestellt. Er giebt die Länge des Weibchens auf 45 mm an, beschreibt die 6 Mundpapillen, von denen die Submedianpapillen warzenförmig dick sind, während die Lateralpapillen niedrig und näher am Munde liegen. Die Oberfläche der Submedianpapillen ist mit einem Kranze zarter, erhabener Leistchen bedeckt, die radienförmig nach der Mitte konvergieren. Die Länge des Oesophagus beträgt 3 mm, derselbe schwillt am hinteren Ende zu einem Bulbus an, in dem sich ein Zahnapparat befindet. Am Eingang des Oesophagus ist in den Dreiecksmitten eine längliche Platte befestigt, deren eines Ende in der Auskleidung des Oesophagus festgewachsen ist, während das andere etwas verbreitete Ende nach vorn sich aufrollt. Dahinter in dem Umkreis des



Kanals steht eine Reihe ebenfalls nach vorn gekrümmter Borsten. Etwas weiter nach hinten in den Dreiecksspitzen befinden sich ovale Platten. Das Nervensystem besteht aus einem Schlundring, von dem 8 Nervenstränge an die Muskelzellen, sowie an die Seiten-, Bauch- und Rückenfelder gehen. Ferner beschreibt er ein eigentümliches Organ, welches an den Seitenfeldern mit dem Nervenring in Verbindung tritt. Es ist ein länglich-eiförmiger Schlauch, der vorn lateral am Nervenring angewachsen ist und sich gerade nach hinten erstreckt, an seinem Hinterende verbindet er sich mit einer kegelförmigen, auf dem Seitenfelde gelegenen Blase. Hierzu möchte ich bemerken, daß trotz sorgfältigster Untersuchung mir dieses Organ niemals zu Gesicht gekommen ist, und es mir völlig unklar ist, was SCHNEIDER damit gemeint hat.

Die Vulva liegt 10 mm vom Kopf entfernt; der Uterus endet hinten blind und ein Stück vor dem blinden Ende entspringt ein unpaarer Ast, der sich dann in die beiden Tubenäste gabelt.

Im Jahre 1869 veröffentlichte FLÖGEL in der „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie“, Bd. XIX, eine Abhandlung über die Lippen der Oxyuren. Er giebt hierin eine sehr gute Beschreibung des Kopfteils von *O. curvula*. Die Mundöffnung ist regelmäßig sechseckig, neben ihr liegen 6 Papillen, 2 Lateral- und 4 Submedianpapillen, von denen die letzteren eigentümlich gebaut sind. Es befindet sich nämlich in der Mitte eine unregelmäßig ovale Pulpa, von der aus eine Anzahl Porenkanäle in die dicke Chitinnasse des Mundteils verlaufen und hier sich verästeln. Im Umkreise stehen radienartige Linien, die innerhalb des Chitins liegen und keine erhabene Leisten darstellen.

In seinem Werke über die Parasiten des Menschen und der Haustiere giebt PERRONCITO die Länge des Weibchens auf 45–46 mm an; am Kopfe sollen Seitenflügel vorkommen. Die Mundöffnung sei dreieckig. Die Eier sind 0,088 mm lang und 0,044 mm breit. Er nimmt an, daß der im Ei befindliche Embryo sich auf der Erde entwickle und dann mit der von der Erde aufgenommenen Nahrung in den Darmkanal der Pferde gelange, wo er sich aus der Eihülle befreie und geschlechtsreif würde. Im Jahre 1883 bringt RAILLIET zum ersten Male eine Notiz über das Männchen von *O. curvula*, von dem er eine gute Beschreibung mit Abbildungen giebt.

Zuletzt erschien im Sommer 1899 (als die vorliegende Arbeit fast vollendet war) eine Abhandlung von HERMANN EHLERS über

die Anatomie und Biologie von *O. curvula*<sup>1)</sup>. Es wird auf diese Arbeit bei den betreffenden Abschnitten im einzelnen eingegangen werden. Hier möchte ich im Voraus bemerken, daß EILERS die beiden Arten *O. curvula* und *O. mastigodes* zusammenwirft, wie er auch in seiner historischen Uebersicht die Abhandlung von NIRSCH für *O. curvula* in Anspruch nimmt. Er behauptet infolgedessen auch, daß die Länge der Weibchen innerhalb weiter Grenzen schwanke, indem er Weibchen bis 185 mm beobachtet habe. Nach meinen Untersuchungen erreicht jedoch *O. curvula* niemals diese Länge. Die längsten Exemplare, die ich beobachtete, maßen frisch 65 mm (ein einziges Mal fand ich ein Weibchen von 91 mm Länge), eine Zahl, die auch mit den Angaben der anderen Autoren übereinstimmt.

Nach meinen Beobachtungen ist (Fig. 1b) *O. curvula* (frisch dem Darm des Pferdes entnommen) ockergelb, drehrund, glatt, ohne sichtbare Ringelung, das Kopfende gewöhnlich ein klein wenig eingezogen. Mundteil schwach abgesetzt, gelblich, 0,75 mm breit und 0,5 mm hoch. An der Ventralseite befindet sich vor der Vagina eine von der Umgebung sich deutlich durch ihre glasige, durchscheinende Beschaffenheit abhebende Hautpartie, die bei ausgestrecktem Kopfteil 0,5 mm breit und 3,5 mm lang ist; es ist dies die äußere Begrenzung des Sammelgefäßes der Exkretionsröhren, in dessen hinterem Abschnitt dicht vor der Vagina sich der makroskopisch nicht sichtbare Excretionsporus befindet. An der Ventralseite, d. h. Außenseite bei dem gekrümmten Wurm (welche Gestalt derselbe häufig nach dem Verlassen des Wohntieres anzunehmen pflegt, in der Art, daß die Bauchseite die konvexe ist), sieht man bei den noch mit Eiern gefüllten Weibchen mehrere durch ihre weiße Farbe von der gelben Umgebung absteckende geschlängelte Stränge bis in die Aftergegend und noch darüber hinaus verlaufen. Diese Stränge sind der Darm, die Eileiter und die Ovarien. Der erstere mündet an der Stelle, an der der Körper anfängt sich zu verjüngen, in einen querovalen After aus. Die Größe der legereifen Weibchen schwankt zwischen 39—65 mm die Schwanzlänge zwischen 13—33 mm. Der Dickendurchmesser im Durchschnitt 2 mm. Die Entfernung von der Mundöffnung bis zur Vagina beträgt bis 10 mm. Die legereifen Weibchen und andere kommen nur unter abnormen Verhältnissen zum Vorschein,

1) Erschienen im Archiv f. Naturgeschichte, 1899, und als Marburger philosoph. Dissertation.

hängen sich, am Afterrand angekommen, mit Hilfe ihres Schwanzes an demselben fest und entleeren sofort ihre Eier, die dann als gelbe zähflüssige, Masse am Perineum herunterfließt und nach kurzer Zeit eintrocknet; durch Kot und Epidermisschuppen verschwindet die gelbe Farbe bald, um einer dunklen, schmutzig-grauen Platz zu machen. Die Weibchen halten sich im Gegensatz zu denen von *O. mastigodes* nie sehr lange am After fest, sondern fallen bald zu Boden, wo sie dann zu Grunde gehen. Nach der Eiablage schrumpfen sie zusammen und bilden einen gelblich-glasigen, faltigen Schlauch, der bald eintrocknet. Bringt man sie in eine Schale mit Wasser, so gewinnen sie nach kurzer Zeit fast vollständig ihre alte Gestalt zurück, und beim Verbringen in den Brutschrank sieht man sie mit dem Vorderkörper langsame Bewegungen ausführen, während der Schwanz unbeweglich bleibt. Jedoch dauern diese Lebensäußerungen nur ein paar Stunden, worauf die Würmer dann bald absterben.

Wenden wir uns nun zu der viel selteneren und daher in der Litteratur noch sehr wenig erwähnten größeren Art, *O. mastigodes*. Diese Art wurde zuerst gesehen und beschrieben von L. CHR. NITSCH dem ersten Direktor des zoologischen Museums der Universität Halle, und findet sich erwähnt in einer Veröffentlichung von E. GIEBEL in der Zeitschrift für die gesammten Naturwissenschaften, worin diese Art schon deutlich von *Oxyuris curvula* unterschieden wird<sup>1)</sup>.

1) „*O. mastigodes*. Dieser Wurm ging einem kranken, mit *Leontodon taraxacum* gefütterten Pferde einzeln ab. Die frisch schwarzbraunen Weibchen entleerten, ins Wasser gebracht, alsbald ihren dunklen Inhalt durch die Vulva und dieser ergab sich unter dem Mikroskope als Eier. Dieselben enthielten schon den Embryo und waren merkwürdigerweise zu 5—8 sternförmig gruppiert. Zwischen ihnen zeigten sich noch zahlreiche monadenartige Körperchen, wahrscheinlich Eierkeime. Nach der Entleerung der Eier war der Wurm durchscheinend hell und fiel zusammen, äußerte aber noch lange sehr langsame Bewegungen, streckte seinen vorderen verdickten Rumpfteil lang aus, während die ungemein lange dünne Schwanzhälfte unverändert blieb. Die völlig runde Mundöffnung ohne allen Besatz. Die Vulva liegt dem Vorderrande viel näher als dem hinteren des verdickten Leibestheiles, an dem sich die Afteröffnung befindet. Die Oberfläche des Leibes ist sehr deutlich und vollkommen fein geringelt. Der dünne, völlig glatte Schwanz mißt



Nach NITSCH fand ihn 1884 FRIEDBERGER in München bei einer dreijährigen Stute in großer Zahl. Er giebt die Länge der Würmer bis zu 13,5 cm an, bei 10,5 cm Schwanzlänge und hebt besonders die große Klebrigkeit der Eier hervor. In diesem Falle erzeugten die Würmer ein heftiges Juckgefühl bei dem fraglichen Tiere. — Nach NEUMANN soll *Oxyuris mastigodes* dann noch von BLAISE in Algier und CONDAMINE in Frankreich gesehen worden sein.

Ich fand den Parasiten im Verlaufe eines Jahres bei 3 Pferden der hiesigen Gegend, die jedoch früher nie miteinander in Berührung gekommen waren und aus verschiedenen Orten stammten. Der erste Fall betraf das Versuchspferd des Veterinär-Instituts, einen braunen, 15 Jahre alten Wallach. Das sonst sehr ruhige Tier bekundete Anfang Oktober 1898 eine lebhaft Unruhe, rieb und scheuerte sich fortwährend an den Seitenwandungen seines Stalles, so daß die Schwanzwurzel fast kahl gerieben wurde. Bei der näheren Untersuchung erwies sich die Umgebung des Afters, sowie das Perineum und die Unterseite der Schwanzwurzeln mit krustigen dicken Auflagerungen bedeckt, die Haut darunter rissig und von der Epidermis entblößt. Aus der Afteröffnung hingen mehrere teils schon von Eiern entleerte, zusammengeschrumpfte, teils noch mit denselben strotzend angefüllte Würmer heraus. Beim Herausziehen der Parasiten zeigte sich, daß dieselben sehr fest vermittelt eines langen, dünnen Schwanzes an der Schleimhaut des Afters hafteten, während der dicke Wurmkörper fast ganz zum After heraushing.

Der zweite Fall betraf eine ca. 12-jährige braune Stute, die der Klinik eines anderen Leidens wegen vorgeführt wurde. Nebenbei erwähnte der Besitzer, daß das Tier früher im Stalle sehr unruhig gewesen wäre und sich fortwährend an den Stallwänden gescheuert und gerieben habe. Er hätte dies zuerst dem starken Rossigsein der Stute zugeschrieben, seit einigen Tagen habe er

die zwei- bis vierfache Länge des Rumpfes bei 5 Zoll Gesamtlänge. Dieses Verhältnis gestattet keine Vereinigung unserer Art mit der zunächst ähnlichen *O. curvula*. Am Nahrungskanal ist der Schlund scharf abgesetzt vom geraden und kurzen Darm. Der Uterus ist einfach und beginnt mit einer ganz kurzen und sehr engen Vagina geht bis ans Ende des verdickten Rumpfes, dann dünner werdend, bis in die Mitte des Schwanzes, wo er als haarfeiner Kanal umbiegt und bis in die Gegend der Vulva zurückläuft, hier abermals zurückwendet und gerade gestreckt weiß endet. Dieser letzte Abschnitt ist das Ovarium.“



jedoch den Abgang von Würmern bemerkt, die meistens zum After heraushingen. Auch hier konnten bei näherer Untersuchung noch die Anzeichen der Oxyuriasis bemerkt werden, jedoch in geringerem Maße als im ersten Falle. Die Schwanzwurzel war noch zum großen Teil von Haaren entblößt, das Perineum und die Gegend um den After herum mit Krusten bedeckt, die sich bei der mikroskopischen Untersuchung aus zahllosen Eiern bestehend erwiesen. In diesem Falle war das Leiden schon in der Abheilung begriffen.

Beim dritten Falle handelte es sich um einen 14-jährigen Fuchswallach, der der Poliklinik mit dem Vorberichte zugeführt wurde, daß sich das sonst ruhige Tier seit etwa 10 Tagen sehr unruhig, besonders im Stalle, geberde, den Schwanz und das Hinterteil fortwährend an der Stallwand zu scheuern versuche und infolgedessen die Haare an der Schwanzwurzel fast ganz verloren habe. Würmer waren vom Besitzer nicht bemerkt worden.

Die Untersuchung ergab fast dasselbe Resultat wie in den beiden ersten Fällen, und zwar waren auch hier auf der Oberseite des Schwanzes dicht unterhalb der Wurzel die Haare auf etwa Doppelhandbreite ganz kurz abgerieben, ebenso die Haut der Hinterbacken jederseits in der Höhe der Schwanzwurzel von Haaren entblößt. Die Gegend um den After herum und das Perineum vom After abwärts bis zwischen die Schenkel mit krustigen Auflagerungen bedeckt. Nach vorsichtiger Entfernung der Auflagerungen zeigte sich die Haut unter der Krustenauflagerung spröde, rissig und bildete teilweise Exkorationen. Die Krusten bestanden, wie die mikroskopische Untersuchung ergab, aus zahllosen, die verschiedenartigsten Stadien der Entwicklung zeigenden Oxyuriseiern und Epidermisfetzen. Das Pferd wurde in die Klinik eingestellt und entleerte im Verlaufe der Wurmkur, welche 5 Tage dauerte, 75 Stück, darunter viele legereife Weibchen.

Die Parasiten (Fig. 2b) sind, frisch entleert, drehrund, glatt, glänzend, der lange, dünne Schwanz durchscheinend, weißlich, flach. Die Farbe der legereifen Tiere ist ein lebhaftes Dunkelgrün, die der jüngeren blaugrün. Wie man leicht erkennen kann, rührt die Färbung von der mehr oder weniger starken Anfüllung mit Eiern her. Es erstreckt sich daher diese Färbung von der Vaginalöffnung bis zum Ende des Uterus, der sich meist eine Strecke in den Schwanz hineinzieht. Das Kopfende bis zur Vaginalöffnung hebt sich infolgedessen durch seine weißliche, glasige Beschaffenheit scharf von dem übrigen grünen Wurmkörper ab, während

dieser Farbenunterschied bei *O. curvula* wegen der gelben Farbe des übrigen Körpers nicht so stark in die Augen fällt. Der Körper verjüngt sich nach vorn und läuft in einen konisch abgestumpften Mundteil von 1 mm Breite und 0,5 Höhe aus, der sich durch seine gelbliche Farbe deutlich von dem übrigen Kopfteil absetzt, am besten sichtbar, wenn derselbe vollständig gestreckt ist. Bei schärferer Beobachtung sieht man, daß die Haut fein geringelt ist. An der Unterseite des Kopfteils bemerkt man, ebenso wie bei *O. curvula*, eine bei legereifen, also ausgewachsenen Weibchen bis 4,5 mm lange und 0,5 mm breite, sich durch ihre hyaline, glasig durchscheinende Beschaffenheit von der mehr weißlichen Umgebung deutlich abhebende Hautpartie, die sich dicht bis zur Vaginalöffnung erstreckt und die äußere untere Begrenzung des Sammelgefäßes der Exkretionskanäle bildet. Im hinteren Abschnitt nach der Vagina zu liegt der makroskopisch nicht sichtbare Exkretionsporus. Zieht man den Wurm vorsichtig aus der Afteröffnung des Wohntieres heraus, so krümmt er sich etwas, und zwar ist diese Krümmung stets so, daß die Rückenseite die konkave und die Bauchseite die konvexe bildet. Es liegen die Körperöffnungen (der Exkretionsporus, die Vaginalöffnung und der After) auf der äußeren Seite. Auf der konkaven inneren Rückenseite sieht man mehrere sich von dem dunkelgrünen bzw. blaugrünen übrigen Körper deutlich abhebende weißliche Stränge hinziehen, deren mittlerer der durch seine Breite sich von den übrigen unterscheidende Darm ist, welcher in der Gegend des Afters sich nach der Bauchseite hinüberzieht. Daneben liegen die schmäleren, deutlich weißen Ovarien, die im hinteren Drittel des Körpers mehrere Schlingen bilden und dann blind enden. Die Vaginalöffnung, 12–15 mm von der Mundöffnung entfernt, ist rundlich und häufig nach Ablage der Eier etwas vorgestülpt. Der After stellt bei makroskopischer Besichtigung eine querovale Mulde dar. In das erste Drittel des Schwanzes ziehen sich der unpaarige Uterus und die beiden Eileiter hinein. Bringt man ein legereifes Weibchen in eine Schale mit Wasser, und am besten eignet sich hierzu warmes Wasser, so sieht man, wie unter starken Kontraktionen des Uterus die Eimassen in einem ca. 1 mm dicken Strahle zur Vaginalöffnung herausgepreßt werden. Nach Entleerung der Eier bildet der Wurm ebenso wie bei *O. curvula* einen faltigen, gelblich-glasigen Schlauch, der durch Imbibition seine frühere Größe und Gestalt wiedererlangen kann; seine Bewegungsfähigkeit ist noch geringer als bei *O. curvula* und erstreckt

sich nur auf ein dorso-ventrales Krümmen und Strecken des Körpers, während der lange Schwanz auch hier unbeweglich bleibt. Die Länge des Wurmes variiert sehr, und zwar richtet sich dieselbe nach der mehr oder weniger großen Länge des Schwanzes. Der eigentliche Wurmkörper selbst ist konstanter in seinen Größenverhältnissen, und zwar beträgt die Länge bei geschlechtsreifen, schon Geschlechtsprodukte enthaltenden Weibchen 30–48 mm, die Schwanzlänge 11–225 mm. Die Gesamtlänge der legereifen Weibchen schwankt zwischen 105–273 mm. Das längste Weibchen, das ich gemessen habe, maß, frisch dem Mastdarm des Pferdes entnommen, 273 mm, die größte Breite 3 mm, am After 2 mm. Weibchen von 250 mm Länge sind keine Seltenheit. Die Maßzahlen für ein 243 mm langes Weibchen betragen: Mund bis After 46 mm, After bis Schwanzspitze 197 mm, Mund bis Vaginalöffnung 12 mm, Breite 3 mm. Die meisten ausgewachsenen Weibchen, die zur Eiablage nach außen wandern, haben eine Länge von 150–200 mm. Es wächst also, wie wir sehen, die Länge des Schwanzes von der Zeit der Reife bis zur Auswanderung, und zwar findet dieses Wachstum sehr rasch statt, während der übrige Körper nach der Begattung nur wenig in die Länge, mehr in die Dicke zunimmt. Die Länge des Schwanzes zur Zeit der Begattung beträgt ca. 10 mm, zur Zeit der Eiablage im Durchschnitt 150 mm.

Wie EHLERS in seiner Abhandlung über *O. curvula* hervorhebt, kommt dem langen Schwanze wahrscheinlich die Bedeutung eines Haftorgans zu, indem er dazu diene, den Wurm an den Darmzotten festzuhalten. Abgesehen davon, daß bekanntlich im Dickdarm des Pferdes Darmzotten überhaupt nicht vorkommen, sieht man nicht ein, weshalb dann die Schwanzentwicklung nicht mindestens gleichmäßig, ja nicht schon vor der vollen Körperentwicklung stattfindet, um dem Wurm während seines parasitären Lebens im Darne von Nutzen sein zu können. Jedoch geschieht die Entwicklung des Schwanzes erst nach der Geschlechtsreife, in der Art, daß, wenn die Weibchen legereif geworden sind und zur Eiablage nach außen wandern, er seine höchste Entwicklungsstufe erreicht hat. Eine Bedeutung als Haftorgan besitzt er allerdings, jedoch in einem anderen Sinne, wie wir später bei der Entwicklungsgeschichte sehen werden.

Wie vorher gesagt worden ist, schwankt die Größe der legereifen, d. h. mit reifen Eiern angefüllten Weibchen zwischen 105–273 mm. Diese Größenunterschiede bilden auch

ein ziemlich gutes und sicheres Unterscheidungsmerkmal beider Arten. *O. curvula* erreicht nach meinen Messungen niemals eine Größe von 105 mm, seine größte Länge beträgt im Durchschnitt 65 mm. Nur ein einziges Mal, wie oben gesagt, fand ich ein Weibchen von 91 mm Länge. Hat man also ein der Eier entleertes Weibchen unter 105 mm, so kann man mit großer Sicherheit annehmen, daß man *O. curvula* vor sich hat, *O. mastigodes* ist dann stets noch mit Eiern angefüllt. Bei den noch mit Geschlechtsprodukten erfüllten Weibchen dagegen ist der Unterschied zwischen der blaubis dunkelgrünen *O. mastigodes* und der ocker- bis hellgelben kleineren *O. curvula* auch für den Laien deutlich in die Augen fallend. Von den übrigen Unterschieden der beiden Arten wird später die Rede sein.

## II. Anatomisches über die Weibchen von *Oxyuris mastigodes* und *Oxyuris curvula*.

Zum Zwecke der Untersuchung und Konservierung wurden die Würmer in Formalin aufbewahrt. Dasselbe erwies sich als ein vorzügliches Konservierungsmittel, und zwar verwandte ich eine 4-proz. Lösung, d. h. es wurde das etwa 40-proz. käufliche Formalin mit dem 10-fachen Volumen destillierten Wassers verdünnt. Die Oxyuren und auch alle anderen Parasiten halten sich hierin ausgezeichnet, ohne daß man die bei der Spirituskonservierung fast nie zu vermeidende lästige Schrumpfung eintreten sieht. Eine Fixierung für histologische Untersuchungen ist dann weiter nicht nötig, sondern man kann die Präparate direkt aus dem Formalin in die Farblösung bzw. in Alkohol bringen, ohne Fehlresultate befürchten zu müssen. Alle histologischen Einzelheiten werden vorzüglich erkennbar.

Für die anatomische Untersuchung wurden ganze Würmer lebend frisch unter Wasser untersucht. Man muß sich sehr beeilen, besonders bei *O. curvula*, wenn man legereife Weibchen mit Geschlechtsprodukten angefüllt erhalten will, da sie sofort, sobald sie den Afterrand erreicht haben, die Eiablage vornehmen. Am besten ist es, wenn man die Würmer sofort in ein Gefäß mit Chloroform bringt, worin sie fast augenblicklich abgetötet werden und intakt bleiben. Auch Sublimatlösung eignet sich dazu, jedoch leidet die Durchsichtigkeit etwas.



Zwecks histologischer Untersuchung wurden ganze Würmer in Schnittserien zerlegt, und zwar wurden sowohl Quer- als auch Längsschnitte angefertigt. Die Parasiten kamen aus der Formalinlösung direkt in die Farblösung. Als solche wurden Boraxkarmin (GRENACHER), Alaun-Cochenille (CSOKOR) und Hämatoxylin (DELA-FIELD) benutzt. Das letztere erwies sich als bestes Kernfärbemittel, während die beiden ersten ebenfalls die feineren Details ausgezeichnet erkennen ließen. Auch wurden Doppelfärbungen und zwar Schnitffärbungen (Hämatoxylin-Eosin) angewandt. Die Behandlung mit Alkohol muß sehr vorsichtig geschehen, um Schrumpfungen und Zerreißen zu vermeiden. Es wurden daher die Präparate aus Alkohol in Chloroform gebracht, da sich Xylol als ungeeignet erwies. Das erstere ergab dagegen sehr gute Resultate.

Im Folgenden soll die Anatomie und Histologie beider Arten zusammen besprochen und nur etwaige Unterschiede hervorgehoben werden, da dieselben nicht derart sind, daß es sich lohnte, eine besondere Besprechung jeder einzelnen Art vorzunehmen. Beginnen wir mit der Beschreibung des Hautmuskelschlauches und des mit ihm in innigem Zusammenhang stehenden Nerven- und Wassergefäßsystems.

Der Hautmuskelschlauch zerfällt, wie bei allen Nematoden in 3 Schichten, in die Cuticular-, die subcutane oder Körnerschicht und die Muskelschicht.

Die Cuticula besitzt eine elastisch-derbe, farblose und durchscheinende Beschaffenheit und stellt das Absonderungsprodukt der darunter liegenden subcutanen oder Körnerschicht dar. Sie umgibt den Wurmkörper gleichmäßig von allen Seiten, und bildet an den Körperöffnungen Einstülpungen (an Mund, Exkretionsporus, Vaginalöffnung und After). Auf Querschnitten läßt sich erkennen, daß die Cuticula aus mehreren Schichten zusammengesetzt ist, die an dem verschiedenen Lichtbrechungsvermögen deutlich unterscheidbar sind.

Die Cuticula ist in regelmäßiger Weise quer geringelt, die Ringel laufen einander parallel, bilden jedoch keine vollständigen, sondern Halbringel, indem sie von Seitenlinie zu Seitenlinie laufend, alternierend endigen, d. h. immer ein Halbringel der einen Seite in der Mitte zweier Halbringel der entgegengesetzten Seite, zuweilen sich noch am Ende gabelnd. Diese, bei schwacher Vergrößerung als aus einem Stück bestehend erscheinenden Ringel lösen sich bei stärkerer Vergrößerung in 4 dicht nebeneinander

verlaufende gelblich-glasige Streifen auf, die zusammen eine Breite von 0,008—0,012 bei *O. mastig.*, 0,006—0,008 bei *O. curvula* besitzen. Die Entfernung eines Streifens vom anderen beträgt bei *O. mastig.* 0,003—0,004 mm, bei *O. curv.* 0,002 mm. Bei *O. mastig.* ist der vierte Streifen eines Ringels vom ersten des nächsten 0,102 mm, bei *O. curv.* 0,082 mm entfernt. EHLERS, der nur von einfachen Ringeln spricht, giebt die Abstände zwischen 2 Ringeln beim Weibchen auf 0,0013 mm, beim Männchen auf 0,0088 mm an, vielleicht liegt hier ein Druckfehler vor.

Die Ringel erstrecken sich vom Kopfteil bis in die Gegend des Afters und enden eine kurze Strecke hinter dem After, da, wo der sich verzüngende Wurmkörper in den Schwanz übergeht. Die Cuticula bildet am Mundteil eine äußerst feine, 0,002 mm dicke Schicht, die auch bei stärkster Vergrößerung einschichtig erscheint. Allmählich wird sie dicker, erreicht auf der Höhe des Oesophagusanfanges 0,003 mm und nimmt dann sehr schnell an Dicke zu, so daß schon auf der Höhe des Nervenringes die Durchschnittsdicke von 0,013 mm erreicht wird. Sie besteht dann aus zwei Hauptschichten, nämlich einer äußeren, bei beiden Arten 0,004 mm dicken, homogenen, glashellen, anscheinend sehr große Festigkeit besitzenden und einer darunter liegenden 0,007 mm messenden Schicht von matterem Aussehen, welche in etwa 6—7 feine Lamellen zerfällt, deutlich an dem verschiedenen Lichtbrechungsvermögen erkennbar. Die innerste Lamelle zeigt bei stärkerer Vergrößerung an der Innenseite feine, zahnchenartige Vorsprünge, die in die subcutane Schicht übergreifen.

Unter der Cuticularschicht liegt die Subcuticular- oder Körnerschicht. Dieselbe bildet die Matrix für die erstere. Sie zeigt einen gleichmäßig feinkörnigen Bau und umhüllt den ganzen Körper vom Kopf bis zum Schwanzende. Ihren ursprünglich zelligen Bau erkennt man an den Kernen, die bei jungen Exemplaren sich noch häufig in den Seitenfeldern und im Schwanz vorfinden. Am Kopfteil verdickt sich die Körnerschicht sehr stark und bildet den vordersten Teil desselben, den Mundwulst, der sich durch diese seine Beschaffenheit scharf von dem muskulösen Oesophagus abhebt. Eine kurze Strecke nach hinten zu wird die Körnerschicht dann sehr schmal, um bald darauf aber auf der Höhe der Oesophaguspapillen wieder mächtig anzuschwellen und die Median- und Seitenfelder zu bilden (Fig. 5 *d. v. s. sm.*), welche sich bis in die Gegend des Afters verfolgen lassen. Auf eine kurze Strecke ragt sie auch in den Submedianlinien in

das Körperlumen hinein, Submedianfelder bildend. Es geschieht dies in der Gegend des Schlundringes, indem sich zuerst kurze, kolbige Anschwellungen hervorwölben, die sich bald in die Länge strecken und bis an den Nervenring herantreten, jedoch kurz darauf wieder verschwinden, worauf sich dann an ihrer Stelle nur noch geringgradige Hervorwölbungen zwischen den Muskelzellen zeigen. Die Strecke, in der man von Submedianfeldern sprechen kann, beträgt, von vorn nach hinten gemessen, etwa 0,160 mm. Die Median- und Seitenfelder beginnen ca. 0,280 mm von der Mundöffnung an unterscheidbar zu werden, hier noch ganz schmale Leisten bildend, die erst in der Höhe des Nervenringes zu wirklichen Feldern heranwachsen und mit ihm in Verbindung treten. Ihre Gestalt ist hier )(-förmig, und übertreffen die Seitenfelder die Medianfelder bedeutend an Breite, ebenso ist das Bauchfeld von größerem Durchmesser als das Rückenfeld. An den Feldern läßt sich eine intensiv färbbare, daher dunkler erscheinende, streifige Rand- und eine mehr körnig-blasige centrale Zone unterscheiden. Auch am Exkretionsporus und an der Vaginalöffnung verdickt sich die Subcuticula in mäßigem Grade. In der Nähe des Afters tritt sie von beiden Seiten an den Mastdarm heran, ihn mit einer Schicht faserig-körnigen Gewebes umgebend. Nach dem Verschwinden der Muskelzellen beim Beginn des Schwanzes bildet die Körnerschicht mit der Cuticula die alleinige Körperwand, hier in 2 Schichten zerfallend, eine schmalere, der Cuticula anliegende, schwach färbbare, körnige und eine breitere, sich intensiver färbende faserig-körnige Schicht, bei *O. curvula* ist die letztere sehr schmal, nur eine schmale Kontur der gleichmäßig körnigen breiten Schicht. Von den Röhren oder Gefäßen, die EILERS im Schwanze bei *O. curvula* beschrieben hat, habe ich nichts entdecken können, allerdings spalten sich zuweilen die beiden Schichten, jedoch sind die dadurch entstandenen Lücken ganz unregelmäßig und wahrscheinlich künstlich bei der Präparation entstanden.

Die Muskulatur der Oxyuren besteht aus langgestreckten Muskelzellen, die, von der Fläche gesehen, eine rhombenförmige Gestalt zeigen und sich vom Kopf bis in die Nähe des Afters erstrecken. Wie es für die Meromyarier charakteristisch ist, sind auf dem Querschnitt 8 Muskelzellen vorhanden, jeweilig 2 zwischen Rückenlinie und Seitenlinie sowie zwischen Seitenlinie und Bauchlinie (Fig. 7 u. 8  $m_1$ ,  $m_2$ ). Bei *O. mastigodes* beträgt die Länge der Zellen 8,95 – 13,9 mm, die größte Breite 0,54 mm; bei



*O. curvula* sind die Zellen etwas kleiner, 6,8 mm und 0,48 mm. Man kann an ihnen 3 Schichten unterscheiden, nämlich erstens die kontraktile Substanz, aus zahlreichen senkrecht zur Fläche der Körnerschicht gestellten Fibrillen bestehend, sich eng an die Körnerschicht anlegend; zweitens die Marksubstanz, die bald gleichmäßig körnig ist, bald, besonders bei alten Exemplaren, zahlreiche Lücken und Vakuolen aufweist. In der Marksubstanz trifft man im vorderen Teile des Körpers (hinter dem Nervenring) Kerne, die oval, 0,028 mm lang und 0,018 mm breit sind (Fig. 7 *mk*). EHLERS unterscheidet 3 Schichten der Marksubstanz, eine granuliert, an der kontraktilen Substanz gelegene Schicht, eine unfärbbare Mittel- und eine intensiv färbbare Randschicht. Die Färbung ist jedoch eine so wechselnde, daß sich die Schichten nicht als konstant anerkennen lassen. Um die ganze Muskelzelle herum zieht als dritte Schicht das Sarkolemm, welches auch die kontraktile Substanz von der Subkutikularschicht scheidet. Die Innervation der Muskelzellen geschieht durch Nervenfasern, die von den Medianfeldern auf die Muskeln übertreten.

Mit dem Hautmuskelschlauch in inniger Verbindung steht das Nervensystem. Es besteht wie bei allen Nematoden aus dem Schlundring mit seinen Ganglienzellen und ausstrahlenden Nerven<sup>1)</sup>. Der Schlundring besteht aus der Scheide und den Nervenfasern. Die Scheide stammt von der Körnerschicht und bildet um den Nervenring eine dunklere Umhüllung, die durch ihre intensive Färbung sich von dem zarten, feinkörnig-faserigen Gewebe, in welchem die Nervenzellen eingebettet liegen, unterscheidet. In dem Nervenringe sieht man eine Anzahl von Ganglienzellen, die besonders zahlreich an der Verbindungsstelle mit den Seitenfeldern vorhanden sind (Fig. 5 u. 6 *nr*, *gz*); und zwar liegen hier 5—6 der 0,008 mm langen und 0,005 mm breiten ovalen Zellen. Vom Nervenring steigen zahlreiche Nervenfasern teils am Oesophagus entlang, teils in den Median- und Seitenfeldern zum Mundwulst empor, hier die Papillen versorgend und den Mundteil selbst reichlich mit Nerven durchziehend, ihn so zu einem hervorragenden

---

1) Der Schlundring besitzt bei einer mittelgroßen *O. mastigodes* 0,340 mm Dicke, von vorn nach hinten gemessen, und eine Breite von 0,036—0,054 mm, die Entfernung vom Mundteil ist 0,480 mm; für ein 29 mm langes Exemplar von *O. curvula* sind die Maße: Dicke 0,180 mm, Breite 0,014—0,040 mm und 0,270 mm Entfernung vom Kopfe.



Tastorgan gestaltend. Ferner gehen vom Nervenring 2 Nervenstränge nach hinten, welche in den Medianfeldern verlaufen und von hier die Innervation der Muskulatur besorgen. Es ist noch zu bemerken, daß sich einige Ganglienzellen (welche im Bau mit den im Nervenring liegenden übereinstimmen) in dem Gewebe vorfinden, das, von der subcutanen Schicht ausgehend, an den Mastdarm herantritt und ihm umgiebt; sie liegen hier dicht neben dem Mastdarm. Außerdem giebt es noch Ganglienzellen in der Nähe des Exkretionsporus und in der Wand des Oesophagus.

Das Exkretionsgefäßsystem besteht aus den in den Seitenfeldern liegenden Kanälen, und zwar findet man jederseits einen vorderen Kanal, der, im Kopfteil beginnend, nach hinten geht, und einen hinteren, der, in der Aftergegend beginnend, nach vorn verläuft. Jederseits vereinigen sich die beiden Gefäße zu einem Quergefäß, das gegen die Medianlinie geht und dort in die mediane Sammelblase einmündet. Diese öffnet sich mit einem dicht vor der Vagina gelegenen Porus, dem Exkretionsporus, nach außen. Die Gefäße selbst liegen in der innersten Ecke der vorgewölbten Schicht des Seitenfeldes. Sie beginnen sowohl vorn als hinten als ganz feine Kanäle; die vorderen beginnen bei einem 64 mm langen Weibchen von *O. mastigodes*, welches also einem legerreifen, ausgewachsenen Weibchen von *O. curvula* entsprechen würde, 1,6 mm vom Kopfende entfernt und besitzen hier eine Weite von 0,008 mm. An der Vereinigungsstelle der vorderen und der hinteren Kanäle (die hier 0,03 mm Durchmesser besitzen), liegt in dem verbindenden Gewebe der auch bei anderen Nematoden beobachtete, hier 0,034 mm große Kern mit einem 0,012 mm großen Kernkörperchen. Die Sammelblase besitzt einen sehr beträchtlichen Umfang, indem ihre Länge 3,52 mm, die Breite 0,68 mm und die Höhe 0,34 mm beträgt. Der Porus, welcher 7,68 mm vom Mundteil entfernt ist, hat eine doppeltrichterförmige Gestalt, indem er an beiden Enden einen Durchmesser von 0,025 mm und in der Mitte einen solchen von 0,006 mm besitzt, seine Länge von innen nach außen beträgt 0,05 mm. — Die 0,004 mm dicke Wand der Gefäße zeigt von außen nach innen eine körnige, von Spalten und Lücken durchzogene Außenschicht, auf die eine feine cuticulare Membran folgt, der nach innen zu feine, zottenartige Vorsprünge aufsitzen, die vielleicht beweglich sind und zur Fortbewegung des Gefäßinhaltes dienen.

Abgesehen von den Exkretionsgefäßen findet man in den Seitenfeldern einige mit der Exkretion wahrscheinlich im engsten

Zusammenhang stehende Organe, deren Bedeutung ich jedoch zur Zeit nicht festzustellen vermag. Ich gebe deshalb hier nur eine kurze Beschreibung, mir vorbehaltend, in einer späteren Arbeit diese Organe ausführlich zu behandeln. Die Seitenfelder beginnen etwa 0,325 mm vom Mundteil entfernt und sind dort von gleichmäßig feingekörnter Struktur mit dunklem Rande. Erst hinter dem Nervenring ändert sich dieses Bild. Die Seitenfelder wölben sich dann etwas vor und zeigen auf dem Querschnitt eine ovale, an den Enden etwas ausgezogene Gestalt, mit schmaler, dunkler,

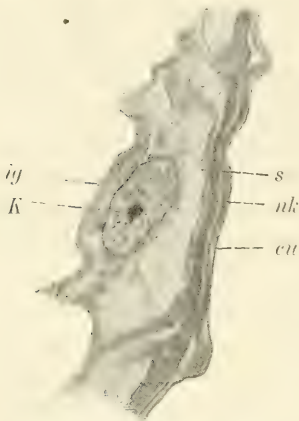


Fig. 1. Ein Teil des Exkretionsapparates. Der Schnitt liegt eine kurze Strecke hinter dem Nervenring. *nk* netzförmiger Körper, *K* Kern, *s* Seitenfeld, *ig* innere Grenzmembran, *cu* Cuticula.

granulierter innerer und äußerer Grenzschicht, die zwischen sich einen weiten Hohlraum frei lassen. In demselben liegt ein ovaler Körper von 0,08 mm Länge, 0,072 mm Höhe und 0,036 mm Breite, der aus einem Netzwerk zahlreicher feiner Fäden besteht und in seiner Mitte einen 0,007 mm großen dunklen Kern erkennen läßt, nur mit seiner inneren und unteren Seite mit der inneren Grenzschicht der Seitenfelder in Berührung tretend (Fig. 7 *nk* und Textfigur 1). Dann wird das Seitenfeld auf einer kurzen Strecke sehr schmal, um hierauf eine eigentümliche Gestalt anzunehmen. Es ragt jetzt aus dem Seitenfeld ein Anhangskörper hervor, der sich weit in die Leibeshöhle hineinwölbt (Fig. 7 und 8 *as*) und von einem fast homogenen, feinkörnigen Bau

ist, nur von einzelnen Strängen, die besonders bei alten Exemplaren zahlreicher sind, durchzogen. Der innere, der Leibeshöhle zugekehrte Rand des Anhangskörpers ist in zahlreiche feine Büschel zerfasert, die so fein endigen, daß eine Abgrenzung nach der Leibeshöhle nicht deutlich erkennbar ist; Kerne lassen sich darin nicht nachweisen.

Weiter nach hinten zu werden die Seitenfelder auf eine kurze Strecke wieder sehr schmal, um dann allmählich anzuschwellen und ihre bleibende Gestalt anzunehmen. Sie bestehen dann aus 2 Schichten, einer äußeren, der Cuticula anliegenden und einer inneren, in das Lumen der Leibeshöhle vorgewölbten helleren Schicht. Die Außenschicht ist von dunkler, körniger Struktur und

weist zahlreiche, senkrecht zur Fläche verlaufende Stränge auf. Die vorgewölbte Innenschicht ist heller, gleichmäßig schwach granuliert. In ihr liegen, und zwar in der Gegend der Sammelblase erkennbar (da später durch den Druck des stark ausgedehnten Uterus die Seitenfelder undeutlich werden), eigentümliche Exkretionsorgane, die jedoch nur bei *O. mastigodes* und zwar am besten bei mittelgroßen Exemplaren deutlich sichtbar sind und einige Ähnlichkeit mit den bei anderen parasitischen Nematoden aufgefundenen Exkretionszellen besitzen. Es tritt nämlich in der Innenschicht von Zeit zu Zeit ein im oberen Drittel der Außenschicht entspringender kanalartiger Strang auf (Textfigur 2 *Hst*), der schräg nach unten zur Sammelblase verläuft. Stellenweise zeigt sich in ihm, und zwar in regelmäßigen Abständen von 1 mm, ein sichelförmiger Körper, der in seiner Mitte kugelig aufgetrieben ist; diese Auftreibung ist dann mit zahlreichen, stark glänzenden, 0,004 mm großen Vakuolen erfüllt. — Außerdem finden sich, und zwar zahlreicher, in Abständen von 0,6 mm an der Grenze der Innen- und Außenschicht des Seitenfeldes unregelmäßig oval

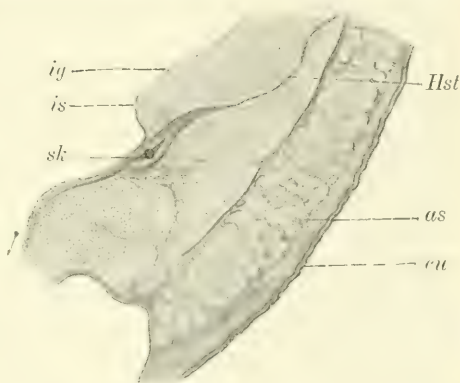


Fig. 2. Ein Teil des Exkretionsapparates im Seitenfelde. Der Schnitt liegt weiter hinten als Fig. 1. *sk* sichelförmiger Körper, *ig* innere Grenzmembran, *as* äußere Schicht des Seitenfeldes, *is* innere Schicht des Seitenfeldes, *Hst* Hauptstrang, *cu* Cuticula.

gestaltete, 0,06—0,08 mm lange, 0,07 mm hohe und 0,032 mm breite Körper, die von zahlreichen, 0,003 mm großen, dunklen Kernen erfüllt sind, die miteinander durch feine Fäden in Verbindung stehen.

Ich muß hier darauf verzichten, die morphologische Bedeutung und die physiologische Funktion dieser eigentümlichen Organe aufzuklären; es wäre dazu eine vergleichende Untersuchung an verwandten Nematoden notwendig, welche mich zu weit von meinem Thema abführen würde.

Der Verdauungskanal zerfällt wie bei allen anderen Nematoden in 4 Abschnitte, die sich durch ihre histologische Beschaffenheit scharf voneinander abgrenzen, nämlich Mundhöhle,



Oesophagus, Chylusdarm und Mastdarm. Die Mundhöhle bildet, von oben gesehen, im Ruhezustande ein reguläres Sechseck, dessen Seiten bei mittelgroßen Exemplaren von *O. mastigodes* eine Länge von 0,09 mm besitzen. Je eine Ecke ist nach der Bauch- und Rückenlinie, die 4 anderen nach den Submedianlinien oder richtiger Submedianpapillen zu gerichtet. Die Ränder der Mundöffnung sind nach innen vorgewölbt und doppelt konturiert. An diese eigentliche Wand der Mundhöhle heftet sich an ihrem Grunde ein feiner Cuticularsaum, der sich ebenfalls bogenförmig nach innen vorwölbt, auch eine doppelte Kontur zeigt und an den Ecken in eine gemeinsame Scheide zusammengefaßt wird. Die Breite des Saumes beträgt bei einem jungen Exemplar von *O. mastigodes* 0,025 mm.

Rings um den Mund stehen 6 Papillen<sup>1)</sup>, von denen die 2 kleineren, die Lateralpapillen, in der Frontalebene gelegen sind, und zwar in der Mitte zwischen dem Mundsaum und der äußeren Cuticularbegrenzung und ebenso in der Mitte zwischen den schräg zur Frontalebene am Rande gelegenen größeren Submedianpapillen. Die Lateralpapillen zeigen in ihrem Aussehen keine wesentlichen Eigentümlichkeiten, sie besitzen, von oben gesehen, eine ovale Gestalt von 0,019 mm im Durchmesser, um sie herum ist das Gewebe schwach verdickt. Die Submedianpapillen sind bedeutend größer, ungefähr 0,072 mm. Sie bestehen aus einem kreisförmigen Centrum, von dem aus baumförmig verästelte Ausläufer in das umliegende Gewebe sich ausbreiten. Umgeben ist die Papille von einem Strahlenkranz, der aus leistenförmigen Verdickungen der Cuticula besteht. — Zu jeder Papille führt ein Nerv, der vom Schlundring her stammt.

Die Mundöffnung hat eine Durchschnitsweite von 0,072 mm bei *O. curvula* und 0,108 mm bei *O. mastigodes*. Der auf die Mundhöhle folgende Oesophagus besitzt einen von dieser gänzlich verschiedenen Bau. Er zeigt eine vordere und hintere Anschwellung, die durch einen schmäleren, mittleren Teil verbunden werden. Die vordere Anschwellung ist in die Länge gezogen und vorn schwach abgestutzt, der hintere kugelig, bulbusartig. Auf dem Querschnitt erscheint die Gestalt des Oesophagus rund

---

1) Ueber diese Mundpapillen bei *O. curvula* hat FLÖGEL in der Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. XIX, S. 241, Tafel 20, Fig. 8—10, wie schon anfangs gesagt, eine ausführliche Beschreibung gegeben, die auch für *O. mastigodes* zutrifft.



(Fig. 4 u. 7 *oe*), im mittleren Teile zuweilen auch plattgedrückt, länglich-oval. Das Lumen ist dreistrahlig, wobei die eine Ecke stets nach der Bauchseite zu gerichtet ist. Der Oesophagus besitzt eine äußere und innere cuticulare Wand, zwischen der radiär angeordnete Muskelfasern verlaufen, die strahlig von innen nach außen divergieren. Die Cuticularmembranen zeigen eine chitinige, gelblich-glasige Beschaffenheit, die äußere 0,001 mm, die innere 0,003 mm dick. Die Muskelfibrillen, die sich an die Seitenwände ansetzen, sind durch blasig-körniges Zwischengewebe voneinander getrennt, das an den Ecken des dreieckigen Lumens vorherrscht, hier nur von vereinzelten Fibrillen durchzogen wird und gelblich erscheint. Die Wand des Oesophagus wird in der Längsrichtung von 3 mächtigen Drüsen durchzogen (Fig. 7 *oed*), von denen 2 neben dem nach der Bauchseite gerichteten Schenkel des Dreiecks, die dritte an der Rückenseite liegt. Sie besitzen einen Dickendurchmesser von 0,028 mm, sind bald gleichmäßig körnig, bald weisen sie große Vakuolen auf. Sie stehen in innigem Zusammenhang mit einem merkwürdigen Organ, das von allen Beobachtern von *O. curvula* beschrieben, jedoch zuerst von EHLERS in seiner Bedeutung richtig erkannt ist. Dicht unterhalb des Mundteils, jedoch nicht an der Grenze, wie EHLERS schreibt, springt die innere Wand des Oesophagus wulstig vor und bildet, von oben gesehen, 3 plattenartige Vorsprünge von 0,108 mm Durchmesser, deren Rand in der Mitte muldenförmig eingezogen ist. In Wirklichkeit jedoch handelt es sich nicht, wie man auf Längsschnitten sehen kann, um Platten, sondern um Vorsprünge der inneren Chitinauskleidung, die sich nach hinten allmählich abflachen. Aus den muldenförmigen Vertiefungen entspringen 3 schräg nach oben gebogene, sich nach oben erweiternde Papillen (Fig. 4 *oep*), die am Grunde 0,014 mm, an der kelchförmigen Mündung 0,022 mm breit sind und die Ausführungsgänge der oben beschriebenen Drüsen darstellen. Die Mündung der Papillen ist stets nach der Mundöffnung zu gerichtet (Textfigur 3) und ihr kelchförmig erweiterter Rand mit feinen Härchen besetzt. Auf den Vorsprüngen stehen am Grunde der Papillen zahlreiche, nach oben gekrümmte Borsten, die jedoch nicht so regelmäßig in einer Reihe angeordnet sind, wie DUJARDIN es beschreibt. Die Borsten sind bei beiden Arten, wie SCHNEIDER schon bei *O. curv.* richtig gesehen hat, EHLERS aber bestreitet, an ihrer Spitze gespalten, ja verästelt. In der Wandung des Oesophagus finden sich außerdem noch Ganglienzellen, erkennbar an ihrem, mit denen im Schlundring

übereinstimmenden Bau und große, häufig mit 2 Kernen versehene Zellen, welche von EHLERS und anderen als Myoblasten angesprochen werden.



Fig. 3. Längsschnitt durch den Oesophagus von *O. mastig.* *Mh* Mundhöhle, *Ms* Mundsaum, *oep* Oesophaguspapillen, *nr* Nervenring, *Chd* Chylusdarm.

Während das Lumen im vorderen, verbreiterten Abschnitt des Oesophagus ziemlich eng ist, erweitert es sich im mittleren Teil, dessen innere Wandung schwach gewellt ist. Im hinteren bulbusartigen Abschnitt wird es dagegen wieder enger, während die innere cuticulare Auskleidung einen seltsamen Anblick gewährt. Die Cuticula bildet nämlich, von der Fläche gesehen, hier zahlreiche feine, wellenförmige Falten, so daß das Aussehen der ganzen Wand von früheren Beobachtern treffend mit dem einer Feile verglichen wurde. Auf Längsschnitten ragen diese Falten als feine, sägeartige Zähnnchen in das Lumen hinein (Textfigur 3), eine Basisbreite von 0,004 mm und eine Höhe von 0,006 mm besitzend. Die Länge, in der die Falten vorkommen, beträgt, von vorn nach hinten gemessen, 0,18 mm, dann wird die Cuticulawand wieder glatt und bleibt es bis zum Ende. Der Bulbus besitzt an seinem hinteren Ende 3 zapfenförmige Fortsätze, die in das Lumen des Chylusdarmes hineinragen; sie besitzen eine Breite von 0,056–0,076 mm und eine Länge von vorn nach hinten von 0,08–0,09 mm. (In Textfigur 3 ist einer dieser Fortsätze zu sehen.)

Da der Bulbus in seinem hinteren Ende halbkugelig gestaltet ist, so bleibt zwischen ihm und dem Chylusdarm, der ebenfalls an der Uebergangsstelle halbkugelig gebildet ist, außen ein freier Raum, der von Zwischengewebe erfüllt ist, das auf dem Querschnitt aus strahlig angeordneten Fasern besteht, in deren äußerem Rande Längsfasern verlaufen. Es wird jedoch nicht, wie EHLERS meint, der Oesophagus becherförmig vom Chylusdarm umfaßt (vergl. Textfigur 3).

Die Länge des Oesophagus beträgt für ein 182 mm langes Weibchen von *O. mastigodes* 3,2 mm, die Breite im Mundteil 0,6 mm, im mittleren Teil 0,36, im Bulbus 0,82 mm.

Für ein 40 mm langes Weibchen von *O. curvula* ist die Länge 3,1 mm, Breite im Mundteil 0,48 mm, im mittleren Teil 0,34 mm und im Bulbus 0,6 mm.

Der Chylusdarm bildet bei beiden Arten ein fast gleichmäßig weites Rohr, das gerade gestreckt durch den Körper nach hinten verläuft und in geringer Entfernung vom After in den kurzen Mastdarm übergeht. In seinem vorderen Teil ist er durch 4 Stränge, die eine Art Mesenterium bilden, in der Leibeshöhle aufgehängt. Die Stränge gehen aus dem den Darm umgebenden Gewebe hervor und heften sich an je 2 Muskelzellen an, sich hier mit dem Sarkolemm verbindend. Die Länge des Chylusdarmes beträgt bei einem 182 mm langen Weibchen von *O. mastigodes* 30,6 mm, Breite 0,901, bei einem solchen von 40 mm der Art *O. curvula* 26,88 mm, Breite 0,51 mm. Sein Querschnitt ist teils rund, teils länglich-oval, je nach dem Drucke, den der mit Eiern angefüllte Uterus auf ihn ausübt. Seine Wandung besteht von außen nach innen aus einer Schicht von Längsfasern, die nach hinten zu an Stärke zunimmt, ferner einer solchen von Ringfasern, auf die eine fein gefaltete Basalmembran von chitiniger Beschaffenheit folgt, die eine Breite von 0,002 mm besitzt. Auf dieser Basalmembran sitzen nach innen zu Haufen von Epithelzellen, die eine große Ähnlichkeit mit Darmzotten höherer Tiere zeigen. Diese Zotten (Fig. 14) haben eine Durchschnittshöhe von 0,07 mm, während die Breite sehr wechselt. Die Epithelzellen, die die Zotten bilden, stehen bei älteren Exemplaren so dicht gedrängt und übereinander verschoben, daß man fast von einem mehrschichtigen Cyliinderepithel sprechen könnte. Die Zotten werden von zahlreichen, von der Peripherie nach dem Innern konvergierend verlaufenden Spalten durchzogen, die in einen centralen Hohlraum ausmünden. Die innere Abgrenzung nach dem Darm-



lumen zu bildet ein 0,002—0,004 mm breiter, blasser Saum, der, wie man bei stärkster Vergrößerung (ZEISS, Apochrom. 2, Comp.-Okul. 8) erkennen kann, von zahlreichen feinen Poren, die zu den Spalten führen, durchbrochen ist, so daß der Saum wie ein Stäbchenbesatz erscheint. Bei alten, legereifen Weibchen ist vom Porensaum nichts mehr erkennbar; hier sind die Zellhaufen von großen blasigen Zellen gebildet, die nur noch vereinzelte Spalten und Lücken aufweisen. Nicht unerwähnt möchte ich lassen, daß man bei jüngeren und mittleren Exemplaren den Darm stets mit Pflanzenteilchen angefüllt findet, derselbe aber bei alten, legerreifen Exemplaren leer ist. Es läßt sich deshalb die Vermutung nicht von der Hand weisen, daß wir es hier mit einer Rückbildung des Chylusdarmes zu thun haben, so daß die Nahrungsaufnahme erschwert ist und die Weibchen vielleicht infolgedessen gezwungen werden, nach außen zu wandern.

Der Mastdarm, der auf den Chylusdarm folgt, besitzt bei beiden Arten nur eine geringe Größe (*O. mastig.* 1,2 mm, *O. curv.* 1,02 mm) und ist von einer Einstülpung der Cuticula ausgekleidet. Er zeigt deshalb einen gleichmäßig glasigen Bau, und hat auf dem Querschnitt eine länglich-ovale Gestalt. Kurz vor dem Uebergang vom Chylusdarm zum Mastdarm treten von der Subcuticula sowohl an die Seiten- als auch an die Bauchfläche des Darmes körnig-faserige Stränge heran, ihn bald vollständig umgebend. Besonders bei *O. curvula* ist diese Umhüllung von beträchtlicher Stärke; es tritt hier die Verbindung mit dem Hautmuskelschlauch an der Bauchseite schon beim Uebergang vom Chylusdarm auf, während bei *O. mastigodes* sie erst später zustande kommt. Außerdem wird der Mastdarm umgeben von 3 mächtigen Drüsen, von denen 2 an den Seiten und die dritte, die etwas größer ist und sich näher dem After zu befindet, an der Rückenseite des Darmes gelegen sind. Sie besitzen eine gleichmäßig stark granuliert Struktur mit großem Kern und Kernkörperchen. Bei älteren Exemplaren sind sie spindelförmig zusammengedrückt, während sie bei jüngeren mehr rundlich-oval erscheinen <sup>1)</sup>.

---

1) Für ein 44 mm langes Exemplar von *O. mastigodes* beträgt die Länge 0,112, Breite 0,062 mm, Dicke 0,06 mm; der ovale Kern ist 0,022 mm lang und 0,018 mm breit; Kernkörperchen 0,01 mm. Für *O. curvula* (29 mm lang) Länge 0,1 mm, Breite 0,035 mm, Dicke 0,025 mm. Der runde Kern 0,014 mm, Kernkörperchen 0,007 mm.



Der Mastdarm mündet in einen ca. 0,34 mm breiten, ovalen After aus.

Die weiblichen Geschlechtsorgane der Oxyuren des Pferdes weichen in ihrem Bau beträchtlich von denen anderer Oxyurisarten ab. Sie bestehen aus einem unpaaren Teil, der in die Vagina und den Uterus zerfällt, ferner aus den paarigen Teilen, Eileiter, Receptaculum seminis und Ovarium (s. Taf. XII, Fig. 3, und Textfigur 4). In morphologischer Hinsicht ist der ganze unpaare Teil der Vagina anderer Nematoden homolog zu setzen<sup>1)</sup>. Die Vagina hat eine zwiebel- oder knollenförmige Gestalt (bei *O. mastig.* ca. 1 mm, bei *O. curv.* 0,68 mm breit) und mündet mit einer quer-ovalen, etwa 0,5 mm im Durchmesser messenden Oeffnung nach außen, die die Vulva darstellt. Bei der Eiablage erweitert sich diese Oeffnung und nimmt eine fast runde Gestalt an<sup>2)</sup>.

Der auf die Vagina folgende Uterus ist durch eine mehr oder weniger enge Einschnürung, die besonders bei leerem Uterus deutlich hervortritt, von derselben getrennt. Der Uterus verjüngt sich dann allmählich, bildet häufig noch einzelne kugelige Anschwellungen, die aber nicht konstant sind, und zieht sich ziemlich gerade bis in das erste Drittel des Schwanzes hinein, hier mit einem drüsigen Organ endigend, das im Durchschnitt eine Länge von 0,34 mm und eine Breite von 0,119 mm besitzt und das ich Uterusdrüse nennen will (Textfigur 4).

Der Uterus reifer Weibchen ist dicht mit Eiern gefüllt, und dadurch erhalten die Weibchen ihre gelbe bzw. dunkelgrüne Farbe (gelb bei *O. curvula*, dunkelgrün bei *O. mastigodes*). Die Länge des Uterus bis zum Ende beträgt bei einem 192 mm langen Exemplar von *O. mastigodes* 77 mm, bei einem 40 mm langen von *O. curv.* 26 mm. Auch die folgenden Zahlenangaben gelten

---

1) Große Aehnlichkeit mit dem unpaaren Teile der Geschlechtsorgane zeigt auch die Vagina junger Weibchen von *O. vermicularis*, die bei diesen eine beträchtliche Größe besitzt und sich erst später zurückbildet; s. LEUCKART, Bd. II, S. 341, Fig. 199.

2) Von dem röhrenartigen Körper, der nach EHLERS vor der Vulva gelegen sein soll, habe ich nichts entdecken können. Allerdings findet man bei Weibchen, die die Eier abgelegt haben, die Vagina etwas vorgestülpt, manchmal auch den halben Uterus und die Ovarien, jedoch niemals bei noch mit Eiern angefüllten; hier ist der Hautmuskelschlauch an der Vulva ganz glatt und zeigt weder auf Quer- noch auf Längsschnitten irgend eine Vorstülpung.

für Weibchen von der angegebenen Länge. Eine Strecke vom Ende entfernt (bei *O. mastig.* 6,5 mm, bei *O. curv.* 1,45 mm) entspringt ein bei *O. mastig.* 9,1 mm langer, 0,085 mm breiter unpaariger Ast (bei *O. curvula* 2,28 mm lang, 0,068 mm breit), der,

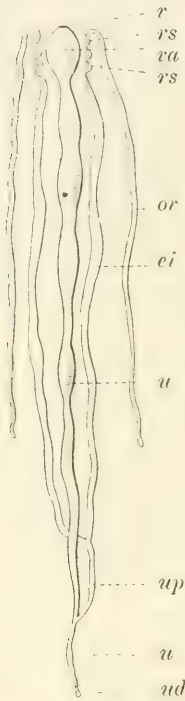


Fig. 4. Geschlechtsorgane einer weiblichen *Oxyuris mastigodes* (schematisch). *r* Vulva, *va* Vagina, *u* Uterus, *ud* Uterusdrüse, *up* unpaariger Ast der Eileiter, *ei* Eileiter, *rs* Receptaculum seminis, *or* Ovarium.

nach vorn laufend, sich in die beiden Eileiter teilt. Die Eileiter verlaufen unter mancherlei Schlingelungen nach vorn bis zur Vagina zurück, hier zu beiden Seiten derselben ein Anzahl Schlingen bildend, die untereinander und mit der Vagina durch feine Fäden verbunden sind. Diese Schlingen, welche vom Receptaculum seminis und vom Ausführungsgang der Ovarien gebildet werden, gehen dann in die Ovarien über, die in der Nähe des Afters blind endigen <sup>1)</sup>.

Was den histologischen Bau anbelangt, so besteht die Wand der Vagina aus einer sehr starken Längs- und Quermuskelschicht, die zum Teil, wie schon EHLERS bei *O. curv.* beschreibt, aus geschlossenen Röhrenmuskeln bestehen. Der darauf folgende Uterus zeigt eine starke Ringmuskelschicht mit darunter liegender Längsmuskulatur, der nach innen zu eine dünne Basalmembran anliegt, die mit 0,16 mm hohen Epithelzellen besetzt ist. Diese bestehen aus einem körnigen Gewebe mit hellen Streifen, die senkrecht zur Wand gestellt sind; die Zellen teilen sich nach dem Lumen zu häufig in mehrere Aeste, die sich oben verbreitern. Am Ende des Uterus findet sich die Uterusdrüse, die aus zahlreichen 0,017 mm

1) Die Eileiter besitzen bis zum Receptaculum seminis bei *O. mastig.* eine Länge von 48 mm und eine Breite von 0,68 mm, bei *O. curv.* eine solche von 23,3 mm, Breite 0,17 mm. Die Ovarien sind bei *O. mastig.* 28 mm lang, 0,35 mm breit, bei *O. curv.* 16,8 mm lang, 0,204 mm breit. Das Receptaculum seminis hat bei einem 64 mm langen Exemplar von *O. mastig.* (also einem ausgewachsenen von *O. curv.* entsprechend) eine Länge von 0,5 mm, einen Durchmesser von 0,1 und ein Lumen von 0,03 mm.

großen, runden Zellen besteht, die in der Mitte einen Hohlraum lassen. Ob diese Drüse vielleicht die Klebesubstanz absondert, lasse ich dahingestellt. — Die Wand der auf den Uterus folgenden Eileiter besteht aus einer schwachen Längsfaserschicht, darauf folgt eine dünne Tunica propria, der große blasige Zellen aufsitzen, die, von der Fläche gesehen, spindelförmig erscheinen und einen bei *O. mastig.* 0,025 mm, bei *O. curv.* 0,012 mm großen Kern mit zahlreichen Kernkörperchen aufweisen. Das Receptaculum seminis zeigt von außen nach innen eine Tunica propria mit 0,01 mm hohen blassen Epithelzellen, die zahlreiche, 0,016 mm hohe, fadenartige Ausläufer besitzen, die sehr intensiv Farbstoff annehmen. Die Wand der Ovarien wird gebildet von einer Tunica propria, mit 0,016 mm hohen, schmalen Epithelzellen. Am kugelig angeschwollenen Ende sind die Ovarien mit zahlreichen 0,002 mm großen Eizellen gleichmäßig erfüllt, die eine Strecke vom blinden Ende entfernt sich um einen Achsenstrang (Rhachis) in radiärer Anordnung gruppieren (Fig. 9). Der 0,048 mm breite Achsenstrang besitzt eine körnig-blasige Struktur. An diesen Strängen sitzen die strahlig angeordneten Eizellen, in denen in der Nähe des peripheren Randes 0,008 mm große Kerne gelegen sind. Erst kurz vor dem Uebergange zum Receptaculum seminis haben sich die Eizellen von der Rhachis gelöst und füllen als gleichmäßig runde, körnige Zellen das Lumen des Ovariums. Sie sind jetzt kugelig, zeigen eine feine äußere Begrenzung und einen dunklen körnigen Inhalt. Unverändert durchwandern sie den ganzen geschlängelten Teil der Ovarien, und beträgt ihr Durchmesser hier für *O. mastig.* 0,045 mm, für *O. curv.* 0,039 mm.

Auf das Ovarium folgt das Receptaculum seminis, in dem die Befruchtung stattfindet, hier ist die Passage so eng, daß die Eier gezwungen sind, eine längliche Form anzunehmen. Im obersten Teile des Eileiters findet man dann die Eier länglich-oval mit dünner äußerer Begrenzung, die sich kaum von dem dunklen, körnigen Inhalt abhebt. In diesem Teile des Eileiters bildet sich allmählich die Schale aus, indem sich die äußere feine Begrenzung schärfer abhebt und bald in 2 Schichten zerfällt, in die äußere, spätere dicke Schale und in die innere dünne Eihaut. Die Schale umgibt gleichmäßig die ganze Einnasse, ohne Andeutung einer Polöffnung, so daß die Eier in ihrer Gestalt jetzt vollständig mit denen anderer Oxyurisarten übereinstimmen. Eine kurze Strecke darauf bildet sich die Polöffnung, indem an einer Seite ein von der Hautschale ausgehender, kammartiger



Aufsatz entsteht, der allmählich an Dicke zunimmt, sich abflacht und bald die spätere definitive Gestalt zeigt.

Gleichzeitig mit der Bildung der Polöffnung beginnt auch die Eifurchung, indem sich die bis dahin gleichmäßig die ganze Eihülle erfüllende körnige Eizelle von derselben zurückzieht und in 2 Zellen zerfällt, die sich dann weiter teilen, während die Eier dabei immer mehr abwärts rücken; beim Uebergang in den unpaaren Eileiterstamm ist die Morula gebildet, die dann weiterhin in die Gastrula übergeht, deren Blastoporus durch unregelmäßige Dicke des Randes eine schwach gekrümmte Gestalt angenommen hat (Fig. 15a), so daß die Gastrula ungefähr einem Embryo gleicht. In diesem Stadium befindet sich etwa die Hälfte der Eier bei der Ablage, bei anderen ist die Entwicklung schon weiter fortgeschritten, hier ist der spaltförmige Blastoporus verschwunden, und der Embryo schwimmt als eine gleichmäßig runde, gekörnte Masse innerhalb des Eies, von einer hyalinen Eiweißmasse umgeben <sup>1)</sup>).

Die abgelegten Eier sind bei beiden Arten länglich-oval, an einem Ende abgerundet, am anderen abgestutzt; an dem letzteren tragen sie die eigentümliche Bildung, die sie leicht von allen anderen Oxyurenciern unterscheidet und beiden Arten gemeinsam ist. Die dicke Eischale verbreitert sich hier nämlich etwas und bildet einen Wulst, der wie ein Ring eine Oeffnung umschließt, in der ein Pfropf mit glatter Oberfläche steckt (Fig. 15). Daß es ein Pfropf und kein einfacher Deckel ist, wie EILERS u. a. behaupten, sieht man daran, daß sich der Verschluß auch ein Stück nach innen in das Ei hinein erstreckt, so daß die innere Schalenhaut an dieser Stelle etwas eingedrückt wird. Auch sieht man beim Ausschlüpfen des Embryo, wie dieser mit dem Kopfe den Pfropf, in einzelne Stücke zerspalten, vor sich herauschiebt. Da sich die äußere Schalenhaut über den Pfropf mit hinwegzieht, so ist die Oberfläche abgerundet und glatt und täuscht daher leicht einen Deckel vor. Die Eischale selbst besteht aus

1) Die vorher erwähnte eigentümliche Gastrulaform ist vielleicht Veranlassung gewesen zu der Behauptung von EILERS und einigen anderen Autoren, daß die Eier der Oxyuren des Pferdes bei der Ablage teilweise schon einen entwickelten Embryo enthielten; diese Ansicht ist jedoch falsch, denn die Embryonalentwicklung geschieht erst nach der Eiablage, und es besitzt der entwickelte Embryo eine von der vorher erwähnten gänzlich verschiedene Gestalt.



3 Schichten, einer inneren, äußerst feinen und dünnen Schicht, die sich häufig nicht vollständig der mittleren anlegt und daher leicht sichtbar ist. Beim Ausschlüpfen des Embryo wird sie zerrissen und läßt dann einen breiten Spalt erkennen. Die mittlere ist die eigentliche harte Schale, 0,002 mm dick, am Ringwulst 0,004 mm, dieselbe ist hyalin, glänzend und glatt. Sie ist nicht gleichmäßig gewölbt, sondern zeigt eine ungleichmäßige Krümmung der Ober- und Unterseite, so daß die Polöffnung (und besonders bei *Oxyuris curv.* ist dies der Fall), etwas schräg gelegen ist, indem die flacher gewölbte Unter- oder Bauchseite etwas über die stärker gekrümmte Oberseite hervorragt. Nach außen auf die hyaline harte Schicht folgt dann wieder eine sehr dünne und feine, die der mittleren fest anliegt und daher leicht übersehen werden kann, jedoch bei Einwirkung von verdünnter Essigsäure sich an einigen Stellen von der mittleren blasenförmig abhebt und dadurch sichtbar gemacht wird. — Die Größe der Eier ist für beide Arten verschieden. Bei *O. mastig.* schwankt die Länge, gemessen (mit ZEISS, Apochromat 2 und Comp.-Okularnikrometer 6) bis zur Pfropfhöhe, zwischen 0,096—0,108 mm, die Breite zwischen 0,046 bis 0,048 mm, der Durchmesser der Oeffnung beträgt 0,014 bis 0,016 mm, die Dicke der mittleren Schale 0,002 mm, an dem Ringwulst 0,004 mm, die Dicke der Ringspange 0,008 mm. Die Eier von *O. curv.* sind etwas kleiner, hier variiert die Länge zwischen 0,084—0,092 mm, die Breite zwischen 0,039—0,044 mm. Der Durchmesser der Polöffnung beträgt 0,010—0,012 mm. Die Größe der Eier von *O. curv.* wird von verschiedenen Autoren angegeben:

DUJARDIN:	Länge	0,094	mm,	Breite	0,045	mm,
PERRONCITO:	„	0,088	„	„	0,042	„
NEUMANN:	„	0,085—0,095	„	„	0,040—0,045	„
EHLERS:	„	0,094—0,099	„	„	0,042	„

Die Eier sind bei der Ablage eingebettet in eine bei *O. mastig.* dunkelgrüne, bei *O. curv.* ockergelbe, klebrige Masse, die sich unter dem Mikroskop als aus zahllosen kleinsten bis 0,01 mm großen, stark lichtbrechenden Körnchen zusammengesetzt erweist. In dieser Masse liegen die Eier unregelmäßig zerstreut; eine sternförmige Gruppierung, wie sie NITSCH bei den Eiern von *O. mastig.* gesehen haben will, ist mir nie zu Gesicht gekommen. Die klebrige Masse verbindet sowohl die einzelnen Eier miteinander, auch dient sie zur Befestigung der Eier am After des Wohntieres. Die Klebefähigkeit ist bei *O. mastig.* bedeutend größer

als bei *O. curv.* Ferner besitzt die Masse bei *O. mastig.* einen eigentümlich aromatischen Geruch, der sich noch nach einem Jahre bemerkbar macht, ganz unähnlich dem Kotgeruche. Die Einmassen von *O. mastig.* verlieren beim Eintrocknen und beim Einlegen in Konservierungsflüssigkeiten ihren dunkelgrünen Farbenton und werden allmählich graugrün bis grau, dabei beim Trocknen brüchig und krümlig werdend und die Klebefähigkeit verlierend. Die ockergelbe Farbe von *O. curv.* wird beim Trocknen weißgelb.

### III. *Oxyuris mastigodes*, Männchen.

Eine besondere Eigentümlichkeit der Oxyuren bildet die große Seltenheit der Männchen. Selbst von einer so bekannten und verbreiteten Art, wie *O. vermicularis*, deren Kenntnis bis in die Zeit des HIPPOCRATES, ARISTOTELES und GALEN zurückreicht, ist das Männchen erst in den 20er Jahren unseres Jahrhunderts bekannt geworden. Sie wurden zuerst von SÖMMERING entdeckt, der sie BREMSER zur Widerlegung der Annahme zusandte, daß die Oxyuren sich parthenogenetisch entwickeln. RUDOLPHI und SIEBOLD hatten vergeblich danach gesucht. Erst ZENKER wies darauf hin, daß man bei sorgfältiger mikroskopischer Untersuchung des Darmschleimes unter einer größeren Zahl von Weibchen meist auch einige Männchen antreffen könnte. Jedoch ist die Annahme DAVAINES nicht richtig, daß sich die Männchen nur ihrer Kleinheit wegen der Untersuchung leichter entzögen und daher seltener gefunden würden, während ihre Zahl nicht geringer als die der Weibchen wäre, sondern sie sind thatsächlich im Vergleich zu den Weibchen nur in äußerst geringer Zahl vorhanden. So fand z. B. LEUCKART bei genauester Untersuchung unter 110 Weibchen nur 12 Männchen, und ein anderes Mal unter 80 Weibchen nur 9 Männchen, also in auffallend geringer Menge. Aehnlich verhält es sich mit anderen Oxyurisarten, obgleich ich bei *O. obvelata* der Maus die Männchen in größerer Zahl als die Weibchen angetroffen habe. — Man hat für diese Seltenheit verschiedene Erklärungen zu geben versucht, so wurde z. B. von GALEN behauptet, daß die Männchen ihre geschlechtliche Entwicklung viel schneller als die Weibchen erreichten und sich mit diesen zu einer Zeit begatteten, wo sie kaum erwachsen wären, um dann zu Grunde zu gehen. Wie dem auch sei, auf jeden Fall trifft die

Seltenheit der Männchen auch für die Oxyuren des Pferdes zu; Trotzdem das Weibchen von *O. curvula* schon im vorigen Jahrhundert von GOETZE beschrieben wurde, hat man lange Zeit vergebens nach dem Männchen gesucht. Die berühmtesten älteren Helminthologen, wie GOETZE, BREMSER, RUDOLPHI und DUJARDIN, konnten es trotz sorgfältigster Untersuchung nicht auffinden. 1831 glaubte MEHLIS in Hannover, unter einer größeren Anzahl von Weibchen einige Männchen entdeckt zu haben, und machte davon CREPLIN und GURLT Mitteilung. Der letztere giebt auch in seiner „Pathologischen Anatomie“ eine Beschreibung von diesem angeblichen Männchen, die sich jedoch, wie RAILLIET nachweist, auf ein junges Weibchen mit umgestülptem After bezieht. Dann fand KRABBE in Kopenhagen angeblich unter 150 Weibchen 1 Männchen von 7 mm Länge; da er jedoch keine Beschreibung davon giebt, so läßt sich nicht entscheiden, ob es sich wirklich um ein Männchen gehandelt hat. Erst RAILLIET war es im Jahre 1883 beschieden, unter 54 Weibchen 2 Männchen von *O. curvula* aufzufinden, und zwar stammten sie aus dem Grimmdarm eines zu Versuchszwecken in Alfort getöteten Pferdes. Nach ihm hat EHLERS 14 Männchen gefunden und glaubt, daß auch die Männchen in großer Zahl im Darne des Pferdes schmarotzen und nur ihrer Kleinheit wegen der Untersuchung in den meisten Fällen entgingen. Würde man, so meint er, jeden einzelnen Kotballen sorgfältig untersuchen, so würden sich die Männchen häufiger finden lassen. Dem möchte ich doch widersprechen. In den 5 Fällen (3 *O. mastig.*, 2 *O. curv.*), in denen mit Oxyuren behaftete Pferde zur Beobachtung kamen, wurde behufs Auffindung der Männchen der Kot regelmäßig einer genauen und sorgfältigen Untersuchung unterzogen. An den Tagen, an denen ein Wurm- oder Abführmittel gegeben war, und mit dem dünnflüssigen Kote selbst junge weibliche Exemplare in größerer Menge zum Vorschein kamen, wurde derselbe sorgfältig geschlänmt, also eine Methode gebraucht, wie sie sicherer auch zum Nachweis der kleinsten Parasiten nicht angewendet werden kann; und trotz alledem wurde niemals ein Männchen gefunden. Ferner wurden mir von Herrn Tierarzt LAFFERT in 2 Fällen weibliche Exemplare von *O. curvula* zugesandt, von denen die einen bei einer Sektion gefunden wurden; auch hier konnte der Untersucher, trotzdem ihm die Größe der Männchen aus der RAILLIET'schen Abhandlung bekannt war, dieselben nicht auffinden. Mit diesen Befunden stimmen auch die Angaben der älteren Autoren überein, daß sie bei sorgfältigst vor-



genommenen Sektionen niemals das Männchen von *O. curvula* haben nachweisen können; und man kann nicht annehmen, daß ihnen dieselben nur ihrer Kleinheit wegen entgangen sein sollten.

Erst durch einen glücklichen Zufall gelang es mir bei einer Sektion, neben 28 Weibchen 8 Männchen der Art *O. mastigodes* aufzufinden, während ich dieselben von *O. curvula*, wie oben bereits gesagt, nicht habe finden können<sup>1)</sup>. Ich will deshalb auf eine Beschreibung des Männchens der letzteren Art nur so weit eingehen, als es zur Unterscheidung notwendig ist, im übrigen aber davon absehen, da ich nur eine Wiederholung der von RAILLIET und EHLERS gemachten Angaben bringen könnte. Dagegen will ich im Folgenden eine Beschreibung des bisher noch nicht beobachteten Männchens von *O. mastigodes* geben, welches in seinem Körperbau nicht unwesentlich von dem der Art *O. curvula* abweicht.

Wie vorher gesagt, gelang es mir bei einer Sektion, das Männchen von *O. mastigodes* zu erlangen, und zwar handelte es sich um das Versuchspferd des Institutes, das, wie wir gesehen haben, mit *Oxyuris mastigodes* behaftet war. Infolge Wundscheuerns des Nackens durch die Halfter erkrankte das Tier eines Tages plötzlich so hochgradig an Wundstarrkrampf, daß es als unheilbar am nächsten Tage getötet werden mußte. Bei der unmittelbar nach dem Tode vorgenommenen Sektion fanden sich im Grimmdarm 28 Weibchen und beim Ausschlämmen des Inhaltes 8 Männchen.

Die Größe der Männchen (Fig. 2a), die im Vergleich zu der der ausgewachsenen Weibchen sehr gering ist, schwankt zwischen 12—16 mm<sup>2)</sup>. Der Körper ist drehrund, von grauweißlich-glasiger Farbe und erreicht in der Mitte seine größte Breite von 0,765 bis 0,855 mm, sich nach vorn und hinten verjüngend (bei *O. curv.* 0,8—1 mm). Das Kopfende ist wie beim Weibchen schwach abgestutzt, 0,34 mm breit, das Hinterende verschmälert sich noch mehr und trägt am Ende eine Bursa, die eine Breite von 0,255 mm besitzt (Fig. 12 u. 13). Das Körperende gabelt sich nämlich an der Rückenseite schwalbenschwanzartig, indem es sich in 2 Aus-

1) Erst nachträglich nach Abschluß dieser Arbeit fand ich bei der Sektion eines mit *O. curv.* behafteten Pferdes neben einer geringen Anzahl erwachsener und legerer Weibchen 572 Männchen von 3—6 mm und 1095 Weibchen von 4—10 mm Länge, fast alle auf derselben Entwicklungsstufe stehend.

2) Die Länge der Männchen von *O. curvula* beträgt nach RAILLIET 9—12, nach EHLERS 6—15 mm.



läufer spaltet, die zwischen sich die Cuticula ausgespannt tragen. Diese Ausläufer, welche auch Rückenpapillen genannt werden (Fig. 12 u. 13 *gl*), besitzen eine Länge von 0,133 mm, eine Basisbreite von 0,09 mm und eine Endbreite von 0,004 mm. Ferner hebt sich an der Bauchseite, ca. 0,18 mm vom äußersten Schwanzende entfernt, die Cuticula ebenfalls ab und bauscht sich, gestützt durch 2 von der Bauchfläche aus divergierend abgehende Papillen, weit vom Körper ab (Fig. 13 *prp*). Diese Papillen, die eine Länge von 0,144 und eine Basisbreite von 0,029 mm besitzen, zeigen ebenso wie die Rückenpapillen eine körnige Struktur mit feinem mittleren Lumen, verbreitern sich etwas an der Spitze und werden von einem nach vorn offenen Halbring der hier gezackten Cuticula umgeben. Die Cuticula selbst wird durch diese Papillen in 2 Blätter gespalten, von denen das eine Blatt an der Bauchseite entlang ventral von der Kloake hinzieht, gleichzeitig eine Strecke lang mit dem Kloakenrand verschmelzend, das andere dorsalwärts darüber hinweg. — Dorsal von der Kloake ragt das 0,216 mm lange Spiculum, das mit einer knopfförmigen Anschwellung von 0,018 mm beginnt und nadelförmig spitz endet, hervor (Fig. 13 *sp*). Umgeben wird das Spiculum, und zwar am weitesten nach der Spitze zu, von einer manschettenartigen, cuticularen Scheide, die an den Seiten von 2 schmalen Papillen getragen wird. Weiter zurück stehen seitwärts davon 2 größere Papillen, die an ihrer Spitze einen mauerkronenartigen Aufsatz tragen; sie dienen gleichfalls einer cuticularen Scheide als Träger, die die innere Scheide und das Spiculum umgiebt. Außen von diesen Papillen stehen noch ein Paar große, die ebenfalls einen gezackten Aufsatz besitzen, und von denen jede für sich einen Cuticularsaum trägt. So ist das ganze Schwanzende durch seinen Bau außerordentlich geeignet, das Männchen bei der Begattung an der Vulva des Weibchens festzuhalten<sup>1)</sup>.

1) Die Angaben über den Bau des Hinterendes der männlichen *O. curvula* lauten nach RAILLIET und EHLERS folgendermaßen: Das Hinterende ist leicht verbreitert und gegen die Rückenseite durch 2 lange, kegelförmige, divergente Rippen verlängert, die anscheinend Ausstülpungen des Körperparenchyms sind und in eine knopfförmige Papille auslaufen. Diese beiden papillenförmigen Verlängerungen stützen eine ziemlich breite, durchscheinende, hautartige Ausbreitung, die eine direkte Fortsetzung der Rückenseite des Körpers zu sein scheint und von der Bauch- und Rückenseite sichtbar ist. Ebenso wird das verbreiterte Hinterende durch

Betrachten wir nun im einzelnen den Bau des Männchens, so finden wir, daß derselbe im wesentlichen mit dem des Weibchens übereinstimmt.

Der Hautmuskelschlauch zerfällt hier ebenso in die 3 Schichten, Cuticula, subcutane und Muskelschicht.

Die Cuticula ist, wie beim Weibchen, fein geringelt; die Halbringel besitzen einen Abstand von 0,08 mm und werden hier nur von einem hyalinen, 0,003 mm breiten Streifen gebildet. Die Dicke der Cuticula, die auch in mehrere feine Lamellen zerfällt, beträgt 0,008 mm, die darunter liegende subcuticulare Schicht ist im Durchschnitt 0,012 mm dick und besitzt eine gleichmäßig körnige Struktur. — Die Muskulatur zeigt keinen Unterschied gegen die des Weibchens; die kontraktile Schicht hat hier eine Breite von 0,01 mm, die Marksicht, die weit in das Körperlumen hineinragt, eine solche von 0,034 mm.

Der Schlundring ist 0,35 mm von der Mundöffnung entfernt und besitzt eine durchschnittliche Dicke von 0,15 mm und eine Breite von 0,018 mm. Auch hier liegen an den Verbindungsstellen mit den Seitenfeldern einzelne Ganglienzellen. Periphere Ganglien lassen sich besonders noch in dem die Kloake umgebenden subcuticularen Gewebe nachweisen.

Auch das Exkretionsgefäßsystem ist ähnlich wie beim Weibchen gebaut. Wie bei diesem findet sich auch hier der Anhangskörper der Seitenfelder, die insofern eine Aenderung gegen die des Weibchens zeigen, als ihre Außenschicht stark granuliert und von wenigen Quersträngen durchzogen ist; sie zerfällt durch dunkles, granuliertes Zwischengewebe in eine obere

---

2 Rippen gestützt, und zwar an der Bauchseite vor der Kloake, auch jede wieder eine Papille tragend, so daß im ganzen 4 vorhanden sind. Die vorderen sind noch dadurch ausgezeichnet, daß sie von einem elliptischen Ringe der Cuticula umgeben sind, der hinten feine Zacken bildet; der Stiel ist dicht vor der Papille rundlich aufgetrieben. Das Ganze bildet eine Art von Bursa, die auf der Bauchseite weit offen ist. Hinter der Kloakenöffnung befinden sich noch 5 kleine Papillen, 2 Paar paarige und 1 unpaare. Die paarigen, postanal Papillen bilden eine Bogenlinie; die äußeren stehen auf einem gesonderten rundlichen Vorsprunge, die beiden inneren auf einem solchen von nierenförmiger Gestalt. Außerdem findet sich noch eine präanale unpaare Papille. Das Spiculum ist gerade gestreckt und nimmt von vorn nach hinten an Breite ab. Hinten endet es nadelförmig spitz, seine Länge beträgt 0,237—0,239 mm.

und untere Hälfte. Der vorgewölbte Teil enthält mehrere dunkle Stränge, die von beiden Hälften nach den Exkretionsgefäßen hinziehen. Diese beginnen 1,5 mm vom Kopfe entfernt als ganz enge Kanäle, die dann weiter und weiter werden. In einer eigentümlichen, vom Weibchen abweichenden Weise verhält sich die Sammelblase (Fig. 10 *sl*): Während sie beim Weibchen von der Einmündung der Querkanäle aus sich nur nach hinten erstreckt, geht sie beim Männchen sowohl nach vorn als nach hinten. Sie hat eine Breite von 0,11, eine Höhe von 0,23 und von vorn nach hinten eine Länge von 1,12 mm; sie mündet 3,91 mm vom Kopfe entfernt durch einen feinen, 0,004 mm breiten Kanal nach außen.

Der Verdauungskanal zerfällt in die vier Abschnitte Mundhöhle, Oesophagus, Chylusdarm und Mastdarm; in den letzteren mündet das Vas deferens, ihn so zu einer Kloake umgestaltend. Die 0,09 mm im Durchmesser betragende Mundhöhle, die eine Höhe von 0,1 mm und ein sechseckiges Lumen besitzt, weist an ihrem Grunde ebenfalls den feinen, 0,012 mm breiten Cuticularsaum auf. Auch hier besitzt das Kopfe 4 Submedian- und 2 Lateralpapillen, die keinen Unterschied gegen die des Weibchens zeigen. Der Oesophagus, der eine Länge von 1,955 mm, eine Breite im vorderen und hinteren verdickten Teile von 0,425 mm und im mittleren von 0,170 mm besitzt, gleicht in seinem Bau dem des Weibchens. An seinem bulbosartigen Ende ragen gleichfalls 3 zapfenartige Vorsprünge in das Lumen des Chylusdarmes hinein, die einen Durchmesser von 0,06 mm besitzen.

Der Chylusdarm, der gestreckt nach hinten verläuft, hat einen Durchmesser von 0,3 mm und ein Lumen von 0,2 mm. Die Darmzotten, die ebenso wie beim Weibchen gebaut sind, besitzen eine Höhe von 0,05 und eine Basisbreite von 0,035 mm; die sie am Grunde umgebende Basalmembran ist 0,001 mm dick. Längs- und Quermuskulatur ist nur spärlich vorhanden. Gegen das Körperende hin wird der bisher querovale Darm rund und durch die Einmündung des Vas deferens zur Kloake, die eine Länge von 0,34 mm und eine Durchschnittsweite von 0,115 mm besitzt. Neben der Kloake liegen ebenso wie beim Weibchen neben dem Mastdarm 3 mächtige Analdrüsen, die 0,09 mm lang, 0,04 mm breit sind und einen 0,012 mm großen Kern mit 0,004 mm großen Kernkörperchen besitzen.

Der Hoden, der 4,66 mm vom Kopf entfernt seinen Anfang nimmt, läuft eine kurze Strecke nach vorn und biegt dann nach



hinten um, um neben dem Darne gerade nach hinten zu verlaufen und in das Vas deferens überzugehen. Der Hoden zeigt auf dem Querschnitt eine nierenförmige Gestalt (Fig. 11), 0,13 mm lang, 0,04 mm breit. Seine Wandung besteht aus einer Tunica propria, der nach innen zu schmale Epithelzellen aufsitzen; das von diesen frei gelassene Lumen ist erfüllt mit feinen (0,001 mm im Durchmesser großen), runden Samenzellen. Das darauf folgende Vas deferens hat im Anfangsteil eine Weite von 0,1 mm, dicht vor der Einmündung in die Kloake eine solche von 0,04 mm. Seine Wand besteht ebenfalls aus einer äußeren Tunica propria mit hohen blasigen Zellen. Dorsal an der Kloake liegt das schon oben erwähnte Spiculum.

#### IV. Vorkommen und geographische Verbreitung.

*Oxyuris curvula* ist bisher beim Pferde, Esel und dem aus der Kreuzung beider hervorgegangenen Maultiere gefunden worden, *O. mastigodes* bis jetzt nur beim Pferde. Was die Art ihres Vorkommens anbelangt, so findet man beide Arten verhältnismäßig selten, dann aber sind sie meist in großer Zahl bei einem Wirtstiere vorhanden. Es erklärt sich dieser Umstand leicht aus der Art und Weise, wie die embryonenhaltigen Eier in der Natur vorkommen. Durch ihre ursprünglich klebrige Beschaffenheit, die nie vollständig staubtrocken wird, halten sich die Eier, mit Epidermisfetzen untermischt, lange in kleineren Häufchen zusammen, die aus Hunderten, ja vielleicht Tausenden embryonenhaltiger Eier bestehen, so daß ein Pferd etc., das einmal Gelegenheit gehabt hat, mit Oxyureneiern verunreinigtes Futter aufzunehmen, dann meist die Parasiten in großer Zahl beherbergen wird. Ueber den speziellen Aufenthaltsort schwanken die Angaben. Während einige Autoren für *O. curvula*, das bisher allein in Betracht kam (da für *O. mastigodes* in dieser Hinsicht noch keine Beobachtungen vorlagen), den Blinddarm als den gewöhnlichen Aufenthaltsort angeben, haben andere den Parasiten im Grimmdarm gefunden, und zwar hier hauptsächlich in der magenähnlichen Erweiterung. Ob die Würmer hier an der Schleimhaut haften oder im Innern des Darmes leben, ist bisher unbekannt geblieben, da zur Lösung dieser Frage eine Sektion am lebendwarmen Kadaver nötig ist. KRABBE fand *O. curv.* zwar im Innern des Darmes, glaubt jedoch, daß sie sich hierher erst nach dem Erkalten des Kadavers zurück-



gezogen hätten. Ich bin in der Lage, über diesen Punkt eine Aufklärung zu geben. Wie ich oben bei der Beschreibung der Männchen angeführt habe, hatte ich Gelegenheit, bei dem mit *O. mastigodes* behafteten Institutspferde unmittelbar nach dem Tode die Sektion machen zu können. Hierbei fand ich 28 Stück weibliche Oxyuren (*O. mastig.*) neben 8 Männchen, und zwar befanden sich die Parasiten ausschließlich in den oberen Lagen des Grimmdarmes und in der Mehrzahl in der magenähnlichen Erweiterung, also in demjenigen Teile des Darmes, in dem der Inhalt schon eine kotähnliche Beschaffenheit angenommen hat. Kein einziges Exemplar haftete an der Schleimhaut, sondern alle bewegten sich lebhaft schlängelnd inmitten des Darminhaltes. Es war mir höchst interessant, zu sehen, mit welchen lebhaften, schlangenähnlichen Bewegungen, auch nach Ueberführung in eine Schale mit warmem Wasser, sie das Medium, in dem sie sich befanden, durcheilten, ganz unähnlich den trägen, kaum bemerkbaren Ortsveränderungen, die ich bei den legereifen und ihrer Eier entleerten Weibchen bisher hatte beobachten können. Auch hier blieb bei den ausgewachsenen der lange Schwanz nahezu bewegungslos, während das helle Kopfende bald zurückgezogen, bald wie tastend weit hervorgestreckt wurde. Ihre Lebensdauer im Brutschrank betrug etwa 12 Stunden, während sie in dem erkalteten Kot noch nach 3 Tagen Lebenszeichen von sich gaben.

Betrachten wir nun die Angaben, die bisher in der Litteratur über das Vorkommen von Oxyuren beim Pferde gemacht sind, und zwar zunächst für *O. curvula*.

KRAUSE fand bei einem Pferde neben vielen anderen Darmparasiten 191 *O. curv.* KRABBE untersuchte in der Zeit vom September bis April in der Königl. Veterinäranstalt zu Kopenhagen 100 zu anatomischen Zwecken getötete Pferde, also wahrscheinlich meist alte und schlecht genährte Tiere und fand *O. curv.* 2mal, und zwar 1mal 6 und das andere Mal 150 Stück. Distriktsarzt JONSSON in Isafjord im nördlichen Island untersuchte Pferde, wie viel ist nicht gesagt, auf Darmparasiten und fand bei 5 Pferden *O. curv.* in großer Zahl.

WESTRUMP fand bei 92 Pferden 1mal *O. curvula*.

P. SONSINO untersuchte in der Zeit vom Juli bis November an verschiedenen Orten Unterägyptens 15 Pferde, darunter 11 der englischen Kavallerie angehörend, also wahrscheinlich junge und

kräftige Tiere, und fand *O. curv.* 6mal. LUTZ fand in Limeira (Sao Paulo, Brasilien) *O. curv.* 1mal beim Pferde, die Anzahl ist nicht angegeben.

EILERS beobachtete im Göttinger Tierarznei-Institut 4 mit *O. curv.* behaftete Pferde. Ich selbst konnte im hiesigen Institute im Verlaufe eines Jahres 2 Fälle von *O. curv.* beobachten. Das eine Mal handelte es sich um eine 10-jährige Schimmelstute, die seit mehreren Wochen starken Juckreiz gezeigt und sich mit Würmer behaftet erwiesen hatte; dieselbe entleerte in der Zeit der 5-tägigen Behandlung 36 Stück; das zweite Mal um einen 5-jährigen braunen Wallach, von dem nur 2 Stück erhalten wurden. Wie die kurz darauf ausgeführte Sektion ergab, waren es auch die einzigen, die er noch beherbergt hatte.

Herr Tierarzt LAFFERT übersandte mir einmal 15 Stück, von einem kolikkranken Pferde nach Verabreichung eines Abführmittels erhalten, das zweite Mal 9 Stück, bei der Sektion eines Pferdes ausschließlich im Blinddarm gefunden.

Ueber das Vorkommen von *O. mastigodes* sind die Angaben nur spärlich. NITSCH, sein Entdecker, fand den Parasiten einmal bei einem Pferde in großer Zahl. Dann beobachtete ihn FRIEDBERGER in München in einem Falle ebenfalls in großer Anzahl, ILLY desgleichen sehr zahlreich bei einem kolikkranken Pferde. Nach NEUMANN haben ihn ferner BLAISE in Algier und CONDA-MINE in Frankreich angetroffen.

Ich selbst fand ihn im hiesigen Veterinärinstitut im Laufe eines Jahres bei 3 Pferden (unter 1200 poliklinisch bzw. stationär behandelten), einmal 350 Stück, nachträglich bei der Sektion 28 Weibchen und 8 Männchen, ferner im zweiten Falle während der 3-tägigen Behandlung 79 Stück, im dritten Falle 21 Stück<sup>1)</sup>.

Was die geographische Verbreitung der beiden Arten anbelangt, so sind sie wahrscheinlich über die ganze Erde zerstreut, speciell gilt dies für *O. curv.*, über dessen Vorkommen wir aus der Litteratur eine Reihe von Fällen kennen.

In Europa ist *O. curv.* in fast allen Ländern verbreitet, vom Mittelmeer bis in die Gegenden des Polarkreises hinauf. In Deutschland und Oesterreich ist sie verhältnismäßig häufig gefunden worden, ferner in Frankreich von DUJARDIN, in Eng-

---

1) Nach Abschluß der Arbeit noch 3mal beim Pferde und 1 mal bei einem 5-jährigen aus England importierten Eselhengste.

land von BELLINGHAM, in Dänemark von KRABBE, von JONSSON in Island und PERRONCITO in Italien.

Was die außereuropäischen Gebiete anbelangt, so sind natürlich hier die Angaben über sein Vorkommen dürftiger; wo aber Untersuchungen über Parasiten bei Haustieren angestellt sind, hat man *O. curv.* meist nie vermißt. So fanden sie NATTERER und LUTZ in Südamerika (Brasilien), STILES, WARD und LEIDIG in Nordamerika; in Afrika (Aegypten) SONSINO, in Japan JANSON.

*O. mastigodes* ist bisher beobachtet worden in Deutschland von NITSCH und FRIEDBERGER, in Frankreich von CONDAMINE, von ILLY in Ungarn und BLAISE in Algier. Wahrscheinlich ist seine Verbreitung eine ebenso ausgedehnte wie die von *O. curv.*, und sein Vorkommen wird sich bei genauer Untersuchung als ein verhältnismäßig häufiges ausweisen.

## V. Medizinische Bedeutung von *Oxyuris mastigodes* und *Oxyuris curvula*.

Was nun die medizinische Bedeutung der Oxyuren anbelangt, so sind die Krankheitserscheinungen, die sie hervorrufen, meist geringfügiger Natur, wenngleich auch in der Litteratur 2 Fälle angeführt werden (BLAISE und ILLY), in denen *O. curv.* bzw. *O. mastigodes* als Krankheits- bzw. Todesursache beschuldigt werden. Es sind dies jedoch 2 Ausnahmefälle, und ist es immerhin noch fraglich, ob die Oxyuren nicht eine mehr nebensächliche Rolle gespielt haben, während die Krankheitsursache selbst eine andere gewesen ist. Besonders in dem ILLY'schen Falle halte ich es nicht für erwiesen, daß die Oxyuren hier krankheitserregend gewirkt haben, denn die Heilung der Kolik nach dem massenhaften Abgang der Würmer beweist meines Erachtens noch nicht, daß dieselben auch die Ursache der Kolik gewesen sind, denn nach Verabreichung eines Abführmittels werden die Parasiten stets mit dem flüssigen Kote in größerer Menge nach außen befördert, gleichzeitig sind aber auch nach Abgang größerer Kotmengen bei den gewöhnlichen Kolikformen die Krankheitssymptome verschwunden.

Im Uebrigen finden wir in der Litteratur angegeben, daß die Oxyuren harmlose, mehr lästige als nachteilige Parasiten vorstellen, die durch ihr Ausschlüpfen und Hängenbleiben am After

eine Proctitis verursachen, die sich durch heftigen Juckreiz und anhaltendes Reiben, das selbst Schweifgrind zur Folge haben kann, kundgibt. Dieser Ansicht kann ich mich nach meinen Beobachtungen nur anschließen; ich fand bei fast allen Pferden, die mit Oxyuren behaftet waren, eine geringgradige Proctitis mit starkem Juckreiz, Exkorationen am Perineum, und Schweifgrind infolge des fortwährenden Scheuerns der Tiere an den Seitenwänden des Stalles. Jedoch wird, wie ich gleich vorweg bemerken möchte, dieser Juckreiz weder durch das Auskriechen und Hängenbleiben der Würmer am After, noch viel weniger etwa durch freie Embryonen, die niemals am After zu finden sind, verursacht. Ferner möchte ich darauf hinweisen, daß die Oxyuren gar nicht als Parasiten im eigentlichen Sinne des Wortes angesehen werden dürfen; sie sind vielmehr Mitbewohner oder Mitesser, da sie sich nicht von den Körpersäften des Wohntieres, sondern von Substanzen nähren, die von demselben als unbrauchbar ausgeschieden werden.

## VI. Biologie und Entwicklungsgeschichte.

Die, wie wir gesehen haben, im Blind- und Grimmdarm schmarotzenden Parasiten machen hier ihre Entwicklung bis zur Geschlechtsreife durch, die bei den Weibchen so früh eintritt, daß schon 26 mm lange Weibchen den Uterus mit Eiern teilweise erfüllt haben, so daß also der Größenunterschied zwischen Männchen und Weibchen zur Zeit der Begattung nur ein unbedeutender ist. Die Weibchen verbleiben nun im Darme bis zu einem Zeitpunkt, an dem sie, wie ich es bezeichnen will, legereif geworden sind, d. h. diejenige Ausbildung ihres Körpers erlangt haben, die sie befähigt, die Eiablage vorzunehmen, und gleichzeitig die Eier die Entwicklungsstufe erreicht haben, die nötig ist, um die Weiterentwicklung außerhalb des Wirtskörpers zu ermöglichen. Unter normalen Verhältnissen gelangen nur solche Weibchen nach außen, indem sie sich wahrscheinlich mit den Kotmassen fortbewegen lassen, da die Bewegungsfähigkeit legereifer Weibchen nur eine geringe ist. Sie treten gewöhnlich mit einer Kotentleerung zu Tage und hängen dann mit dem ganzen Körper mehr oder weniger zur Afteröffnung heraus, festgehalten durch den langen, elastisch dehnbaren Schwanz. Zuweilen sieht man sie auch erst nach einer Kotentleerung zum Vorschein kommen;



es erscheint dann zunächst das helle, durchscheinende Kopfende, langsam, gleichsam tastend sich nach allen Seiten bewegend, immer mehr schiebt sich der durch die starke Anfüllung mit Eiern dunkelgrün bezw. ockergelb gefärbte, drehrunde, glatte Wurmkörper nach, bis er fast mit seiner ganzen Körperlänge zum After heraushängt. Ihre Beweglichkeit ist vollständig verschwunden, ein Sichzurückziehen in den After bei der Berührung, wie es ENLERS beschreibt, ist für sie unmöglich, es beruht diese Beschreibung auf einem Fehler in der Beobachtung; nicht der Wurm zieht sich bei der Berührung zurück, sondern der After des Pferdes, der dabei mehr oder weniger mit berührt wird, und der selbstverständlich den Wurmkörper, besonders wenn er noch nicht sehr weit herausgeschoben ist, mit hineinzieht. Die Schwanzbefestigung am Rectum ist eine verhältnismäßig kräftige, besonders bei *O. mastig.*, so daß man einige Gewalt bei vorsichtiger Handtierung anwenden muß, um den Schwanz unverletzt herauszubekommen. Sobald der Wurm den Afterrand erreicht hat, beginnt die Eiablage; die dunkelgrünen bezw. ockergelben Eimassen, Tausende von Eiern enthaltend, fließen eine kurze Strecke am Perineum herunter, bleiben aber vermöge ihrer klebrigen Beschaffenheit bald hängen und trocknen allmählich ein, dabei einen graugrünen bezw. hellgelben, durch Kot etc. bald schmutzig-graugelben Farbenton annehmend. Der Wurm selbst fällt nach der Eiablage zusammen, sieht noch eine Zeitlang glasig durchscheinend, hyalin aus, trocknet aber bald und schrumpft dann zu einer formlosen Masse zusammen. Der im After hängende Schwanz bleibt viel längere Zeit erhalten, da er durch die feuchte Schleimhaut des Mastdarmes, der er dicht anliegt, vor dem Eintrocknen geschützt ist. Man findet daher oft den Schwanz frisch und unversehrt, während vom Wurmkörper kaum noch etwas zu erkennen ist. Selbstverständlich kommt es auch vor, daß ein Weibchen, dem es nicht glückt, sich im After festzuhalten, zu Boden fällt und dann im Kote gefunden wird, jedoch ist dies, wie ich gleich betonen möchte, bei legereifen Ausnahme, bei jungen dagegen die Regel. In der Art, wie oben beschrieben, legen an einem Tage, zumal wenn das Wohntier stark mit Oxyuren behaftet ist, eine ganze Anzahl Weibchen ihre Eier ab, an manchen Tagen zählte ich 20 Stück, oft 3—4 auf einmal, so daß nach einiger Zeit die Gegend um den After herum und an dem Perineum mit mehr oder weniger dicken Krusten bedeckt ist. Entfernt man diese krustigen Auflagerungen durch vorsichtiges Abschaben mit einem stumpfen

Gegenstände, so findet man darunter die Haut von der Epidermis entblößt, im Zustande der Entzündung, zuweilen so stark, daß Risse und Exkorationen entstehen. Auch die Unterseite des Schweifes ist häufig mit Krusten bedeckt. Diese Eimassen, die zu den krustigen Auflagerungen eintrocknen, sind es, die nach meinem Dafürhalten den heftigen Juckreiz hervorrufen, den ich bei 4 von 5 Pferden, die mit Oxyuren behaftet waren, wahrnehmen konnte (im 5. Falle hatte das Tier, wie gesagt, nur noch 2 Parasiten), dessen Folgezustände dann Proctitis und Schweifgrind sind. Am auffälligsten traten diese Erscheinungen bei dem Versuchspferde des Institutes hervor, bei dem absichtlich keine Wurmkur angewendet wurde, um beobachten zu können, wie lange dieser Juckreiz anhalten würde, der bei dem Tiere so stark war, daß es im Anfang Tag und Nacht nicht zur Ruhe kam und die hochgradigsten Erscheinungen der Oxyuriasis, wie oben beschrieben, zeigte. Es ergab sich jedoch, daß dieser Juckreiz nach einiger Zeit fast ganz verschwand, trotzdem gerade später die Würmer viel häufiger, oft 3—4 zugleich und 12—20 am Tage, abgingen, denn es befand sich jetzt die Haut am After und Perineum unter dem Schutze der dicken Krusten, die die reizende Wirkung der Eimassen verhinderten, während der Afterrand seine normale Empfindlichkeit besaß. Ferner möchte ich gegen die Annahme, daß der Juckreiz, ebenso wie bei *O. vermicularis*, durch die Bewegungen des Schwanzes und die Schlängelungen des Körpers hervorgebracht wird, einwenden, daß nach LEUCKART der Juckreiz von *Oxyuris vermicularis* gar nicht durch die Schlängelungen, sondern durch die Bohrbewegungen mit dem blasenförmigen Kopfe, das den Oxyuren des Pferdes fehlt, hervorgebracht wird, außerdem der Schwanz bei legereifen Weibchen beider Arten gänzlich bewegungslos ist; ferner die Körperbewegungen dieser großen Oxyuren beim Auskriechen aus dem After so träge und langsam geschehen, daß (eine gleiche Empfindlichkeit des Pferdes und Menschen vorausgesetzt), nicht ein so heftiger Juckreiz entstehen könnte, zumal, wie gesagt, der Juckreiz in der ersten Zeit, in der wenig Würmer abgehen, am größten ist, um dann später, wenn solche in großer Zahl abgehen, fast ganz zu verschwinden. Wie ich schon vorher betont habe, ist die Ursache des heftigen Juckreizes in der grünen bzw. gelben klebrigen Masse zu suchen, in der die Eier eingebettet sind und die, wie wir früher gesehen haben, aus zahllosen kleinen, stark lichtbrechenden Körperchen besteht. Daß die Masse Haut-

reizung, ja durch längere Zeit fortgesetzte Einwirkung Exkorationen hervorzurufen imstande ist, sieht man deutlich an den Stellen, an denen es dem Tiere nicht möglich ist, durch Scheuern und Reiben die Haut zu verletzen, so z. B. unter der Schwanzwurzel dicht über dem After. Versuche mit Eimassen, die auf die unbehaarte Haut eines Kaninchens aufgebracht wurden, ergaben hier zwar eine leichte Hautrötung, können aber als beweisend nicht angesehen werden, da die Masse sehr schnell eintrocknet und besonders auch eine dauernde, längere Zeit fortgesetzte Einwirkung nicht künstlich hervorgebracht werden konnte. Auf die zweite Annahme, daß durch die ausgeschlüpften Embryonen dieser Juckreiz hervorgerufen werden könnte, will ich nicht weiter eingehen, denn PFLUG, der diese Angabe zuerst gebracht hat, hat selbst über die Möglichkeit Zweifel gehegt, wie aus seiner Abhandlung hervorgeht. Ich möchte hier jedoch darauf hinweisen, da in einigen tierärztlichen Lehrbüchern immer auf diese Beobachtung Bezug genommen wird, daß die Angabe PFLUG's sich darauf stützt, daß er in dem aus den Krusten angefertigten mikroskopischen Präparate hier und da auch ein Exemplar eines freien Embryo, wie er wörtlich sagt, gesehen hat. Nun kann man allerdings, wenn man eine Anzahl embryonenhaltiger Eier auf dem Objektträger hat, ab und zu einmal das Ausschlüpfen oder das Vorhandensein eines freien Embryo wahrnehmen, jedoch meist nur nach dem Auflegen eines Deckglases, da wahrscheinlich durch den Druck desselben dieser Vorgang hervorgerufen wird (bei Nichtanwendung des Deckglases habe ich wenigstens die Beobachtung nicht machen können), denn das Ausschlüpfen der Embryonen außerhalb des Wirtskörpers ist etwas nicht Normales; noch viel weniger sind sie im Stande, auch nur kurze Zeit in den trocknen Krusten zu leben, dazu sind sie zur Zeit des Ausschlüpfens viel zu unentwickelt und auf Feuchtigkeit angewiesen. — Wie wir gesehen haben, gehen die Weibchen nach der Eiablage in kurzer Zeit zu Grunde, während die abgelegten Eier in den krustigen Auflagerungen unter dem Schutze des Schweifes ihre Entwicklung durchlaufen. Dieselbe geschieht sehr rasch; bringt man z. B. frisch abgelegte Eimassen an eine Stelle, die sonst von Krusten frei ist, wie etwa dicht oberhalb des After, oder noch besser, bestreicht man den After oder das Perineum eines mit Oxyuren nicht behafteten Pferdes, so sieht man schon nach 1, spätestens 2 Tagen in fast allen Eiern vollständig entwickelte Embryonen. Auffallend ist, wie gleichmäßig hier die Entwicklung vor sich



geht, fast alle Eier mit wenigen Ausnahmen haben sich entwickelt und zeigen dieselben Stadien der Entwicklung, während bei der künstlichen Züchtung im Brutschrank oder noch mehr bei der Einwirkung der Sonnenwärme im Sommer die Entwicklung eine sehr ungleiche ist, so daß besonders bei der letzteren Art auch bei günstigster Temperatur oft die Hälfte der Eier unentwickelt bleibt und der Inhalt zerfällt. Möglicherweise ist die Temperatur, die am Perineum unter dem anliegenden Schweif herrscht und die im Durchschnitt  $32^{\circ}$  beträgt, für die Entwicklung am vorteilhaftesten, vielleicht ist auch der Umstand besonders günstig, daß die Eier in einer dünnen Schicht der klebrigen Masse eingebettet liegen. Denn da die Weibchen die Eier am Afterrande ablegen, so fließt die zähflüssige Masse ein Stück am Perineum herunter, die zunächst der Haut gelegenen bleiben bald kleben, während die übrigen darüber hinwegfließen, um an tiefer gelegenen Hautpartien festzuhaften, so sich gleichmäßig in einer dünnen Schicht ausbreitend. Verfolgt man die Entwicklung im Brutschrank bei einer Temperatur von  $38^{\circ}$ , so sieht man schon nach 4–5 Stunden, wie sich der bis dahin oval-rundliche Zellkörper in die Länge streckt, bis er zu einem länglichen, von einem Pole des Eies zum anderen reichenden Körper geworden ist, der an dem einen, dem zukünftigen Schwanzende etwas verjüngt erscheint; dann bildet sich der Schwanz, zuerst als ein feiner, hyalin durchscheinender Fortsatz auftretend, der sich bald in die Länge streckt und infolge der beengenden Eischale eine Krümmung erleidet, sich jetzt deutlich von dem dunkel gekörnten Zellkörper durch seine glashelle, fein geringelte Beschaffenheit abhebend (Fig. 15 *b. c*). Immer mehr streckt sich der Zellkörper, wird schlanker und rundlich, während der Schwanzteil allmählich in die Nähe des Kopfes gelangt und der Embryo die Form eines Hufeisens annimmt (Fig. 15 *d*). Später krümmt sich die Schwanzspitze mehr nach innen, so daß, wenn der Embryo vollständig entwickelt ist, was im Brutschrank bei einzelnen schon nach 24 Stunden eintreten kann, er die für die Nematodenembryonen so charakteristische gekrümmte Lage eingenommen hat, die an eine verschlungene Acht erinnert. Jedoch nur bei einzelnen geht die Entwicklung so schnell vor sich, die Mehrzahl zeigt nach 24 Stunden noch jüngere Entwicklungsstadien, ja vielleicht noch die erste Embryonalanlage, erst nach 3–4 Tagen findet man die größte Zahl der Eier entwickelt, während eine kleine Zahl noch unentwickelt ist, auch unentwickelt bleibt und in kurzer Zeit zu Grunde geht, indem der Zellkörper



degeneriert und in einzelne Körnchenhaufen zerfällt, ebenso zerfällt auch nach einiger Zeit der verschließende Pfropf, und die zerfallene Masse tritt dann aus der Schale heraus und verschwindet, so daß dann nur die leere Schale übrig bleibt.

Die entwickelten Embryonen liegen unregelmäßig gekrümmt in der Eischale, oft in Form einer 8, fast immer zeigt hierbei das Kopfende nach der Schalenöffnung, als wenn sie bereit zum Ausschlüpfen wären (Fig. 15e). Zuweilen sieht man auch einzelne Embryonen, wahrscheinlich veranlaßt, wie vorher gesagt, durch den Druck des Deckglases, aus der Schale hervorschlüpfen und sich langsam schlängelnd in der Einbettungsmasse umherbewegen. Das Ausschlüpfen geschieht verhältnismäßig rasch, und zwar erscheint stets zuerst das die zerspaltenen Stücke des Pfropfes vor sich herschiebende schlankere Kopfende, allmählich schiebt sich dann unter lebhaftem Hin- und Herbewegen des Kopfes der dickere Wurmleib aus der Oeffnung hervor; der mittlere Teil zwingt sich am langsamsten hindurch, schneller das verjüngte Hinterende. Der ganze Vorgang nimmt etwa  $\frac{1}{4}$  Stunde in Anspruch. Läßt man die Entwicklung der Eier im Brutschrank in sterilisierter Kotflüssigkeit (um die lästige Schimmelpilzbildung zu verhindern) vor sich gehen, so kann man ebenfalls nach 3—5 Tagen vereinzelte abgestorbene, freie Embryonen in der Flüssigkeit finden, wahrscheinlich wird hier, ebenso wie dort durch den Druck des Deckgläschens, der Pfropf durch die Flüssigkeit maceriert und herausgetrieben und es so dem Embryo ermöglicht, seinen Aufenthaltsort zu verlassen. Jedoch handelt es sich hierbei, wie ich nochmals ausdrücklich hervorheben möchte, stets um anormale Verhältnisse, normal gelangt der Pfropf erst, ebenso wie bei anderen Oxyuren, im Magen des neuen Wirtes zur Auflösung, und der Embryo schlüpft dann aus.

Die ausgeschlüpften Embryonen besitzen eine drehrunde, wurmförmige Gestalt mit verjüngtem Kopf- und spitz auslaufendem Hinterende. Der ganze körnige Körper und der hyaline Schwanz sind fein geringelt. Der Darm ist als ein feiner Zellenstreifen gerade erkennbar und erstreckt sich von der Mundöffnung, an der einige Hervorragungen (Papillen?) sich befinden, bis in die Gegend des Schwanzanfanges, dabei nach hinten zu immer undeutlicher werdend.

Die Maße der Embryonen betragen bei *O. mastigodes*: ganze Länge 0,28 mm, größte Breite 0,022 mm, Breite am Kopf 0,006 mm, Länge des Schwanzes 0,036 mm, Breite am After 0,004 mm.

*O. curvula*: ganze Länge 0,195 mm, Länge des Schwanzes 0,028 mm, größte Breite 0,02 mm, Breite am Kopf 0,006 mm, am After 0,004 mm.

Wie wir oben gesehen haben, geht die Entwicklung des Eies bis zum fertigen Embryo sowohl am After des Wohntieres als auch im Brutschrank in der kurzen Zeit von 1—3 Tagen vor sich; wie vollzieht sich dieser Vorgang nun in der freien Natur? Kann hier eine Entwicklung überhaupt stattfinden, und wie verhalten sich die abgelegten Eier gegenüber den Witterungseinflüssen und in den verschiedenen Substraten?

Bringt man Eimassen, frisch abgelegt, in ein Schälchen mit Wasser und läßt sie bei Zimmertemperatur, im Freien bei Frühjahrs- und Herbsttemperatur oder in der Winterkälte stehen, so sieht man schon nach 8 Tagen bei einzelnen Eiern den Pfropf maceriert, den Inhalt körnig zerfallen und langsam aus der Schale heraustreten; immer mehr nimmt die Zahl der abgestorbenen Eier zu, und nach 4 Wochen sind alle Eier abgestorben, der Inhalt meist herausgetreten; nur ganz vereinzelt scheint bei einzelnen Eiern er normal geblieben zu sein, jedoch sieht man bei genauer Beobachtung, daß der Zellkörper nicht mehr seine normale Struktur hat, sondern feinkörnig zerfallen ist; bringt man solche Eier zur Prüfung in den Brutschrank, so findet eine Entwicklung nicht mehr statt. Auch bei trockener oder abwechselnd trockener und feuchter Aufbewahrung sind die Eier stets nach 6—8 Wochen abgestorben, ohne daß eine Entwicklung stattgefunden hat. Eier, die 6—8 Wochen trocken gelegen haben, zeigen eine rissige Beschaffenheit der Schale und Zerfall des Zellkörpers in eine gelblich-graue homogene Masse; auch hier ist die Entwicklung im Brutschrank negativ. Ebenso wenig tritt eine Entwicklung ein, wenn die Eier im Freien, in oder auf Erde, Kot etc. aufbewahrt werden, sondern auch hier gehen dieselben in kurzer Zeit zu Grunde. Wählt man selbst die günstigsten Entwicklungsbedingungen, indem man die Eier in Dung vergräbt, da man doch annehmen kann, daß auch unter natürlichen Verhältnissen Eier von solchen Würmern, die aus irgend einem Grunde sich nicht am After des Wohntieres haben festhängen können, auf dem Kot abgelegt und so mit demselben auf den Dunghaufen gebracht werden, so findet man, daß auch hier eine Entwicklung nicht eintritt, sondern daß die Eier mehr oder weniger schnell, je nach der Tiefe, in der sie gelegen

haben, in 3–15 Tagen zu Grunde gehen. Die Versuche wurden derart angestellt, daß Röhrchen mit einer geringen Menge Wasser, die gerade den Boden derselben bedeckte, angefüllt wurden; darüber kam ein Stückchen Fließpapier, das so durch das Wasser stets feucht erhalten wurde. Auf dieses Fließpapier wurden frisch abgelegte Eimassen gebracht. Außerdem wurde in jedes Röhrchen ein Maximalthermometer zur Bestimmung der in den verschiedenen Tiefen herrschenden Temperaturen mitgegeben und dann das Röhrchen mit einem lose aufgesetzten Wattepfropf verschlossen. Man hätte nun annehmen können, daß in dieser feuchtwarmen Umgebung, welche, wie die Brutschrankversuche gezeigt hatten, die günstigsten Entwicklungsbedingungen darbietet, eine sehr schnelle und gleichmäßige Entwicklung hätte stattfinden müssen. Doch nichts von alledem trat ein, im Gegenteil, nach 3, 5, 10, 15 Tagen waren sämtliche Eier abgestorben, und zwar trat, wie schon oben gesagt, das Absterben um so schneller ein, je tiefer die Röhrchen im Dung gelegen hatten und je höher die Temperatur gewesen war. In einer Tiefe von 20 cm, in welcher das Thermometer ca.  $38^{\circ}$  zeigte, also die Bedingungen außerordentlich günstige waren, waren die Eier nach 10 Tagen zerfallen, und auch die nicht zerfallenen zeigten keine Entwicklung im Brutschrank. Auf die Ursache dieser Nichtentwicklung der Eier werden wir später noch zurückkommen. Im Frühjahr, Herbst und Winter kann also weder im Freien noch bei Zimmertemperatur, auch unter den günstigsten Verhältnissen eine Entwicklung eintreten. Im Sommer hingegen ist dies in beschränktem Maße möglich, man sieht dann unter günstigen Umständen, d. h. bei der nötigen Sommerwärme, und die Eier in möglichst dünner Schicht ausgebreitet, in 2–4 Wochen eine Entwicklung eintreten. Sinkt jedoch die Temperatur längere Zeit, unter  $28^{\circ}$  höchste Tagestemperatur, so sistiert die Entwicklung, und die Eier gehen nach kurzer Zeit zu Grunde. Wir sehen also, daß eine Entwicklung in der freien Natur nur unter verhältnismäßig sehr günstigen Bedingungen stattfinden kann, Bedingungen, wie sie in unseren Klimaten nur in sehr wenigen Sommermonaten geboten werden. Würden die Oxyuren auf diese kurze Periode der Außenentwicklung angewiesen sein, so würden sie zweifellos bald aufgehört haben zu existieren, wenigstens in unseren und nördlichen Breiten. Wir können also diesen Entwicklungsgang als den natürlichen nicht ansehen.



Fragen wir uns nun, wie der normale Entwicklungsgang sein wird, so ist, meines Erachtens, diese Frage nicht schwer zu beantworten. Wir haben gesehen, daß die meisten legerreifen Weibchen sich am After festhängen, hier ihre Eier ablegen, die bald als dicke Krusten, festgehalten durch eine klebrige, zähflüssige Masse, das Perineum des Wohntieres bedecken. Wir haben ferner gesehen, daß die Eier sich hier sehr rasch entwickeln, so daß in den tiefen Partien fast immer zahlreiche ausgebildete Embryonen enthaltende Eier vorhanden sind. Ebenfalls haben wir gefunden, daß die Entwicklung nicht nur allein unabhängig von der Außentemperatur sehr rasch; sondern auch sehr gleichmäßig geschieht, so daß schon nach 1—2 Tagen fast alle Eier eines Weibchens einen ausgebildeten Embryo enthalten, also eine Entwicklung, wie sie schneller und gleichmäßiger nicht einmal im Brutschrank erreicht werden kann. Gleichzeitig wird es uns klar, welche wichtige Bedeutung der lange Schwanz für die Oxyuren des Pferdes besitzt, und wie seine Aufgabe eine ganz andere ist denn die, als Haftorgan an nicht vorhandenen Darmzotten zu dienen. Deshalb stehe ich nicht an zu behaupten, daß die gewöhnliche normale Entwicklung der Oxyureneier ausschließlich am Perineum und an der Schweifwurzel des Wohntieres vor sich geht, und daß eine Entwicklung im Freien nur unter außergewöhnlichen Umständen statthat.

Verfolgen wir nun den Entwicklungsgang weiter, so können wir beobachten, wie die zuerst dunkelgrüne bzw. ockergelbe, klebrige Masse bald trocken wird und dabei einen graugrünen bzw. schmutzig-gelbweißen bis graugelben Farbenton annimmt. Immer spröder und trockener werdend, ist sie nach 8 Tagen bei *O. mastig.*, nach 3—4 Tagen bei *O. curv.* so bröckelig und mürbe geworden, daß sie nur noch lose an der Haut festhaftet und so leicht beim Scheuern und Reiben der Tiere zum Abfallen gebracht wird, um nun, eingebettet und vermischt mit Epidermisfetzen, zwischen Kot und Streu zu fallen, und so auf den Dunghaufen und von hier auf die Wiesen und Felder zu gelangen oder auch im Stalle liegen zu bleiben, besonders wenn die Streu, wie z. B. Torfstreu etc., längere Zeit liegen bleibt. So erwähnt RAILLIET, daß er bei der Untersuchung einer durch *Ascaris megalocephala* verursachten Seuche neben den Eiern derselben auch die von *O. curvula* in der Torfstreu gefunden habe (*Recueil de médecine vét.*, 1895, p. 212).



Wie wir gesehen haben, erweisen sich die unentwickelten Eier äußeren Einflüssen gegenüber wenig resistent; ist dies nun auch der Fall bei den embryonenhaltigen Eiern oder sind diese widerstandsfähiger? — Bringt man embryonenhaltige Eimassen in ein Schälchen mit Wasser, so sieht man nach 4 Wochen, also nach einer Zeit, in der die unentwickelten Eier alle zu Grunde gegangen sind, die Embryonen noch frisch und munter in ihren Eischalen, auch nach 8 Wochen ist keine Veränderung eingetreten, erst dann beginnen sie allmählich abzusterben. Dasselbe Resultat erhalten wir, wenn wir die embryonenhaltigen Eier auf Dung, feuchter oder trockener Erde aufbewahren, hier finden wir sogar nach 4 Monaten noch keine Veränderung. Selbst ein 6-wöchentliches Aufbewahren im Freien bei einer Durchschnittskälte von  $-8^{\circ}$  übte keinen schädigenden Einfluß auf die Embryonen aus. Wir finden also, daß den embryonenhaltigen Eiern eine bedeutende Widerstandskraft gegen jegliche äußere Schädigung innewohnt. — Gleichzeitig, sehen wir, wie wichtig es ist, daß die Eier möglichst rasch ihre Entwicklung vollziehen, um den Einflüssen der Außenwelt Widerstand leisten zu können.

Ehe ich nun den Entwicklungsgang weiter erörtere, möchte ich vorher noch auf einen Punkt eingehen, der seiner Zeit zu lebhaften Streitigkeiten Anlaß gegeben hat. Ich meine nämlich die Theorie von KÜCHENMEISTER und VIX, daß die Brut der Oxyuren zum großen Teil neben dem mütterlichen Tiere in demselben Darme aufwüchse, die Auswanderung der Eier also zum vollen Abschlusse des Entwicklungszyklus nicht notwendig sei.

Allerdings kann man leicht zu dieser Annahme verleitet werden (und auch mir ist es so ergangen), wenn man sieht, wie lange die Auswanderung der Oxyuren andauert. Noch nach Ablauf fast eines Jahres zeigte das Institutspferd sich mit Parasiten behaftet, ja es gingen sogar nach dieser Zeit noch einzelne unreife Weibchen, selbst solche von 44 mm Länge, ab. Es fällt daher schwer, anzunehmen, daß alle diese verschiedenen Formen von einer einzigen Infektion abstammen könnten. Unterstützt wird diese Ansicht noch dadurch, daß man zuweilen bei einer Kotentleerung legereife Weibchen abgehen sieht, die ihre Eier schon abgelegt haben; so sah ich einmal einen Knäuel von 16 ineinander verschlungene Weibchen bei einer Entleerung nach außen befördert werden, die alle schon abgelegt hatten. Man könnte also sehr gut annehmen, daß ein Teil der Eier sich im Darne neben den mütterlichen Tieren zugleich entwickelt und eine Auswanderung

zur Fortsetzung der Entwicklung nicht nötig wäre. Es würden also alle Tiere, die mit Oxyuren behaftet sind, dieselben während ihrer ganzen Lebenszeit behalten, vorausgesetzt natürlich, daß sie nicht künstlich abgetrieben würden, was übrigens, wie ich nebenbei bemerken möchte, entgegen den bisherigen Angaben nicht so leicht ist, sie leisten vielmehr selbst den stärksten Wurmmitteln erfolgreichen Widerstand.

KÜCHENMEISTER und später VIX führten zur Begründung ihrer Theorie ebenfalls an, daß es unmöglich sei, sich die Hunderte und Tausende von Oxyuren (*vermicularis*), die nebeneinander vorkommen und eine Art förmlichen Familienlebens zeigen, von einer einzigen Einwanderung herrührend vorzustellen, zumal VIX nachwies, daß im menschlichen Darne neben geschlechtsreifen Würmern es auch solche giebt, die nur einige Millimeter messen, ja sogar nicht größer sind als die Embryonen im Ei. KÜCHENMEISTER zog infolgedessen aus dieser Theorie die logische Folgerung, daß, wenn einmal ein Mensch sich mit Oxyuren infiziert hat, die Ansteckung für Lebenszeit geschehen ist. LEUCKART tritt im 2. Bande seines Parasitenwerkes der Ansicht beider Forscher entgegen<sup>1)</sup>.

LEUCKART kommt zu dem Schlusse, daß die Behauptung einer direkten Aufzucht im Darne als eine ebenso überflüssige,

1) Seine Argumente sind folgende: „Wenn diese Theorie wahr wäre, so würde die Entwicklungsgeschichte der Oxyuren von der aller anderen Helminthen abweichen, denn bei allen anderen Eingeweidewürmern ist der Vorgang der Auswanderung von allgemeiner Verbreitung, von der wir eine Ausnahme bisher nicht kennen. Die Thatsache, daß Tausende von Würmern in den verschiedenen Entwicklungsstadien nebeneinander vorkommen, die von einigen wenigen Einwanderern abzuleiten sehr schwer anzunehmen ist, und die später auch als Beweis für die Richtigkeit der KÜCHENMEISTERschen Theorie angesehen wurde, besagt nur, daß die Oxyuren ebenso wie die anderen Ascariden ihre ganze Metamorphose im Darne des Trägers durchlaufen, und daß man ebenso die Jugendformen der Ascariden und Trichocephalen als die unmittelbaren Abkömmlinge der daneben vorkommenden geschlechtsreifen Tiere betrachten könnte. Außerdem ist es auffallend, daß die Zahl der Jugendformen mit der Menge der embryonenhaltigen Eier in gar keinem Verhältnisse steht, trotzdem die Embryonen doch fortwährend aus den Eiern auskriechen und ihre Weiterentwicklung in dem mütterlichen Wohntiere fortsetzen könnten. Das massenhafte Vorkommen verschiedener Entwicklungsstufen nebeneinander kann vielmehr durch mehr oder weniger massenhafte Zufuhr von Keimen erklärt werden, die der ganzen Lebensweise der Oxyuren nach sehr leicht geschehen könne.“

wie unbewiesene und unwahrscheinliche Hypothese zu bezeichnen sei.

Ich kann mich dieser Ansicht LEUCKART's nur anschließen, zumal ich in der Lage bin, für die Oxyuren des Pferdes (und beim Menschen liegen die Verhältnisse wohl nicht anders) den strikten Beweis für die Unmöglichkeit der direkten Weiterentwicklung im Darne des mütterlichen Wohntieres zu erbringen. — Nach den interessanten Untersuchungen, die BUNGE über das Sauerstoffbedürfnis der Darmparasiten angestellt hat, bleiben dieselben bei Sauerstoffabschluß am Leben, führen sogar heftige Bewegungen aus und gehen erst nach 5—6 Tagen wahrscheinlich infolge Nahrungsmangels zu Grunde. BUNGE folgert aus seinen Untersuchungen, daß die Vorfahren der Darmparasiten Sauerstoffatmer waren, die zunächst Schlammbewohner wurden (denn auch diese können nach ihm mehrere Tage ohne Sauerstoff am Leben bleiben), um dann später, dadurch vorbereitet, zu parasitischen anaëroben Würmern zu werden.

Nun hat dagegen LEICHTENSTERN für die Eier von *Ankylostomum duodenale* nachgewiesen, daß dieselben sich ohne Sauerstoffzutritt nicht entwickeln können; dasselbe fand auch ZIEGLER bei seinen Untersuchungen über die Entwicklung der Nematodeneier (*Ascaris nigrovenosa* und verwandte Species); es zeigte sich hier, daß das Sauerstoffbedürfnis ein so hohes ist, daß die Entwicklung sofort stillstand, sobald der Durchströmungsapparat aufhörte, tätig zu sein.

Auch für die Oxyuren des Pferdes fand ich diese Thatsache bestätigt, wie folgender Versuch lehrt. Bringt man frisch abgelegte Eier in ein Schälchen mit angefeuchtetem Fließpapier und entzieht den Sauerstoff nach der BUCHNER'schen oder einer anderen Methode, so sieht man eine Entwicklung im Brutschrank nicht eintreten, während in dem Kontrollschälchen, das bei Sauerstoffzufuhr unter denselben Bedingungen von derselben Eimasse angelegt ist, die Entwicklung eine normale ist. Mit Hilfe der BUCHNER'schen Pyrogallolmethode kann man noch interessante Modifikationen eintreten lassen. Da bekanntlich bei dieser Methode der Sauerstoff erst im Verlaufe von 24 Stunden absorbiert wird, so kann man den Versuch dahin abändern, daß man das Gefäß, anstatt erst nach 24 Stunden in den Brutschrank zu stellen, schon nach 8 oder 12 Stunden hineinbringt; man sieht dann die Entwicklung infolge des noch vorhandenen Sauerstoffes bis zu einem gewissen Stadium eintreten, um dann mit Beginn des Sauerstoffmangels zu sistieren. Wir haben hiermit auch eine einfache



Erklärung für die oben erwähnte Thatsache, daß sich die Eier im Dung auch unter den günstigsten Bedingungen nicht entwickelten, sondern eben infolge des Sauerstoffmangels zu Grunde gingen.

Wie liegen nun die Verhältnisse im Darmkanal unserer Haustiere? Nach den neuesten und sorgfältigsten Analysen haben sich in den Darmgasen, speciell in den Dickdarmgasen der großen pflanzenfressenden Haustiere keine quantitativ bestimmbaren Mengen Sauerstoff nachweisen lassen; die Dickdarmparasiten leben also in einem sauerstofffreien Medium. Es ist daher unmöglich, daß sich die Eier der Oxyuren im Darms des mütterlichen Wohntieres entwickeln können, ebenso ist also die Auswanderung zur Weiterentwicklung eine unumgängliche Notwendigkeit. Die Theorie von KÜCHENMEISTER und VIX ist deshalb für die Oxyuren des Pferdes und wahrscheinlich auch für die des Menschen als unhaltbar zu bezeichnen. Das lang andauernde Nebeneinandervorkommen unentwickelter und entwickelter Oxyuren läßt sich auf wiederholte Infektionen (wie sie später auch künstlich vorgenommen wurden) ungezwungen zurückführen, zumal wenn man bedenkt, wie leicht embryonenhaltige Eier bei dem fortwährenden Scheuern und Reiben der Tiere an die Stallwände, auf den Stallboden etc. gebracht werden können, um so Gelegenheit zur Neuinfektion zu geben.

Nachdem wir so erörtert haben, weshalb eine Aufzucht im Darms unmöglich ist, wollen wir das weitere Schicksal der embryonenhaltigen Eier verfolgen. Wir haben gesehen, daß dieselben, von der Haut des Wohntieres abgefallen, mit dem Dung leicht auf Wiesen und Felder gelangen können und nun, da sie den Einflüssen der Außenwelt lange Zeit Widerstand zu leisten vermögen, die Möglichkeit haben, vom Pferde gelegentlich, sei es im Stalle mit dem Futter, sei es direkt auf der Weide aufgenommen zu werden, vorausgesetzt natürlich, daß auf direktem Wege die Infektion zustande kommt, ohne daß vorher ein Zwischenwirt passiert werden muß. Da sich letztere Frage nur auf experimentellem Wege durch Fütterungsversuche mit embryonenhaltigen Eimassen entscheiden ließ, so wurden eine Anzahl Versuche an Pferden angestellt, die, wie ich gleich vorwegbemerken möchte, ein positives Resultat ergaben.

Der Gang der Versuche war folgender: Das betreffende Versuchspferd wurde in einen besonderen, abgeschlossenen Raum gebracht und hier mehrere Tage auf das Vorhandensein von Para-



siten beobachtet, darauf einer Wurmkur unterzogen und dann, nachdem die Darmentleerungen wieder normal geworden waren, mit Wurmbrot gefüttert. Und zwar geschah die Fütterung derart, daß in eine Pille aus indifferentem Stoffe embryonenhaltige Eier, die vorher auf ihre Lebensfähigkeit geprüft waren, eingeschlossen wurden, und dann die Pille möglichst tief in die Rachenhöhle hineingeschoben wurde, so daß sie unzerkaut und in ihrer ganzen Menge in den Magen gelangte.

### 1. Versuch.

Versuchspferd I. Brauner Wallach, ca. 12 Jahre alt, in schlechtem Nährzustande<sup>1)</sup>, erhielt am 9. X. 98 eine Pille, enthaltend eine 2 Tage alte Brutschrankkultur, und zwar die Eimassen von 3 Weibchen der Art *O. mastigodes*. Die Eier bargen zum größten Teil wohlentwickelte Embryonen, die sich lebhaft in der Schale bewegten.

Am 25. XI. wurde wiederum eine Fütterung in derselben Art mit einer 36-stündigen Brutschrankkultur, die zahlreiche entwickelte Embryonen enthielt, vorgenommen. Die wiederholten Fütterungen wurden, wie ich hier bemerken möchte, deshalb gemacht, um später bei der Sektion die verschiedenen Entwicklungsstufen studieren zu können.

Am 24. XI. mußte das Tier, da es niedergestürzt und nicht wieder hochzubringen war, getötet werden.

Die sorgfältig ausgeführte Untersuchung des Darminhaltes, der vollständig geschlämmt wurde, sowie die mikroskopische Untersuchung von Schleimhautabstrichen des Magens und verschiedener Darmteile, ergab weder die Anwesenheit von Embryonen noch entwickelter Parasiten. Zur Erklärung des Mißlingens dieses Versuches mag die Thatsache angeführt werden, daß das Tier sich in einem sehr mangelhaften Nährzustande befand, und die Parasiten daher vielleicht nicht die geeigneten Lebensbedingungen fanden.

### 2. Versuch.

Versuchspferd II. Schimmel, ca. 16 Jahre alt, mäßig genährt.

Nach denselben Vorbereitungen wie im Falle I wurde am 3. XII. 98 eine 2-tägige Brutschrankkultur, die Eimassen von

---

1) Aus pekuniären Rücksichten konnten zu diesen Versuchen nur sog. Anatomiepferde verwendet werden.

5 Würmern (*O. mastig.*) umfassend, mit zahlreichen, beweglichen Embryonen verfüttert.

Am 6. I. 99 eine neue Dosis, bestehend aus den vom Perineum des Institutspferdes abgeschabten Krusten, die zahlreiche Embryonen enthielten.

Am 25. I. 99 2 neue Pillen, die eine eine 36-stündige Brut-schrankkultur, die andere abgeschabte Krusten enthaltend.

Am 17. II. 99 wurde das Pferd getötet.

Auch hier wurden bei der sorgfältig ausgeführten Sektion weder im Darminhalte noch im Darmschleim Oxyuren angetroffen. Doch läßt sich auch in diesem Falle eine Vermutung über das Mißlingen des Versuches aussprechen. Es waren nämlich Symptome bei dem Versuchstiere hervorgetreten, die darauf schließen ließen, daß dasselbe mit einem chronischen Darmkatarrh behaftet war, was auch durch die Sektion seine Bestätigung fand. Es ist daher wohl möglich, daß die Parasiten bei dem fraglichen Pferde nicht die günstigen Wohn- und Nahrungsbedingungen fanden, die zu ihrer Entwicklung nötig waren. — Da ich trotz dieser mißlungenen Versuche der Meinung blieb, daß die Oxyuren des Pferdes durch direkte Uebertragung ihre Weiterentwicklung finden, wie wahrscheinlich überhaupt der einfache Wirtswechsel für die meisten parasitischen Nematoden unserer Haustiere der gewöhnliche Entwicklungsgang sein wird (nur daß uns zur Zeit die geeigneten Lebens- und Entwicklungsbedingungen für die einzelnen Arten noch nicht hinreichend genug bekannt sind), so stellte ich einen neuen Versuch an, der endlich zum Ziele führte.

### 3. Versuch.

Versuchspferd III. Brauner Wallach, 7 Jahre alt, in sehr gutem Nährzustande. Das Tier befand sich seit ca. 2 Monaten eines hartnäckigen Hufleidens wegen in der Klinik, stand abseits in einer geschlossenen Boxe und war nie mit Würmern behaftet gefunden worden, auch hatte der Besitzer, mit dessen Erlaubnis ich den Versuch unternahm, niemals, trotzdem er das Pferd selbst aufgezogen hatte, das Vorhandensein von Würmern bemerkt. Auch hier wurde der Versuch wie bei I und II vorbereitet und das Tier am 25. II. 99 mit einer Pille, enthaltend vom Perineum des Institutspferdes abgeschabte Krusten, die sehr zahlreiche Eier mit wohlentwickelten, Bewegung zeigenden Embryonen von *O. mastig.* in sich bargen, gefüttert.

Der Kot wurde nach der Fütterung, wie auch bei den beiden vorhergehenden Versuchspferden, täglich genau untersucht.

Am 30. IV. 99, also nach 63 Tagen, 1 weiblicher *O. mastigodes* im Kot liegend gefunden. Ganze Länge 34 mm, Schwanzlänge 10 mm.

Am 8. V. 99, also nach 72 Tagen, wiederum ein unreifes Weibchen von 40 mm Länge, davon 14 mm Schwanzlänge.

Am 10. V. 99, nach Verabreichung eines Abführmittels, Abgang von 21 weiblichen, unreifen Oxyuren. Länge im Durchschnitt 44 mm, Schwanzlänge 1,5 mm.

Am 28. VI. ein unreifes Weibchen von 95 mm Länge.

Leider wurde das Tier, da es von seiner Krankheit geheilt war, abgeholt, so daß es mir nicht möglich war, ein reifes Weibchen zu erlangen. Da jedoch, wie früher gesagt ist, das kleinste reife Weibchen, das ich gefunden habe, eine Länge von 105 mm hatte, so wären wohl legereife Weibchen bald zum Vorschein gekommen, so daß eine Zeit von 4–4½ Monaten vom Tage der Infektion bis zur Auswanderung legereifer Weibchen zu veranschlagen ist.

#### 4. Versuch.

Für *O. curv.* glückte der Versuch, der in derselben Weise wie oben angestellt wurde, gleich beim ersten Mal.

Versuchspferd IV. Brauner Wallach, ca. 9 Jahre alt, gut genährt.

Am 16. X. 99 gefüttert mit einer Pille, enthaltend Krusten vom Perineum des Pferdes, von dem ich nur 2 weibliche *O. curv.* erhielt und bei dem auch bei der Sektion keine mehr vorgefunden wurden.

Am 18. XII. 99 8 weibliche *O. curv.* von durchschnittlich 35 mm Länge erhalten. Es ist die Entwicklungszeit für *O. curv.* also kürzer, nur auf 3 Monate anzunehmen.

Man ersieht aus diesen Versuchen, wie vorsichtig man bei der Beurteilung von Fütterungsversuchen verfahren muß, um nicht zu einer falschen Schlußfolgerung zu gelangen, und wie man gleichzeitig aus einem oder mehreren mißlungenen Fütterungsversuchen noch nicht zur Verneinung der direkten Uebertragung eines Parasiten berechtigt ist, da häufig Umstände mitspielen, die jeglicher Berechnung sich entziehen.

Mit *O. curv.* hat auch EHLERS einen Fütterungsversuch angestellt, den er in seiner im Sommer 1899 erschienenen Abhandlung mitteilt und der etwas merkwürdiger Natur ist. Er beschreibt ihn folgendermaßen:



„Am 22. VII. 98 erlangte ich in einem benachbarten Orte ein erwachsenes lebendes Weibchen von *O. curvula*, und dieses brachte ich sofort in ein Glas mit warmem Wasser. Bei meiner Ankunft einige Stunden später zu Hause zerschnitt ich den Wurm in einem halben Eimer Wasser und verabreichte dieses Wasser meinem Pferde als Getränk, das dasselbe sofort zu sich nahm.“ In der Zeit vom 18.—23. Oktober fand er dann nach Verabreichung von Wurm- und Abführmitteln 6 weibliche und 1 männliche *O. curvula*. Da er weder vorher noch nachher wieder bei seinem Pferde Oxyuren bemerkt hat, so schließt er daraus, daß die Infektion durch die Verfütterung des erwachsenen weiblichen Wurmes erfolgt sei, und daß die jungen Embryonen im Darne des Pferdes zum Teil abgestorben, zum Teil sich direkt weiterentwickelt haben. Ich sagte oben, dieser Versuch sei etwas merkwürdiger Natur und zwar aus folgenden Gründen: EHLERS verfüttert Teile eines erwachsenen weiblichen Wurmes einige Stunden, nachdem derselbe das Wohntier verlassen hat. Wie EHLERS aber kurz vorher selbst sagt, und wie ich für beide Arten bestätigen kann, müsse man sich beeilen, ein legereifes Weibchen abzutöten, da es sofort nach Verlassen des Wohntieres beginnt, seine Eier abzulegen. Daß nun das fragliche Weibchen seine Eier abgelegt hatte, sagt er zwar nicht, ich muß aber annehmen, daß es nicht der Fall war, denn ein von Eiern entleertes Weibchen hätte er wahrscheinlich nicht zerschnitten. Es kann sich also allem Anschein nach nur um ein unreifes Weibchen gehandelt haben, und mit den unreifen Eiern eines solchen eine Infektion zustande zu bringen, wird er wohl selbst nicht im Ernste für möglich halten. Aber angenommen, es wäre ein reifes Weibchen gewesen, das aus irgend einem Grunde nicht abgelegt hatte (trotzdem nach meinen Erfahrungen gerade in warmem Wasser auch träge sich der Eier entleerende Weibchen sofort ablegen), so bleibt der Versuch noch ebenso seltsam, denn wir haben gesehen, wie niemals im Muttertier selbst embryonenhaltige Eier vorhanden sind, sondern sich erst unter günstigen Bedingungen nach 1—3 Tagen entwickeln. Es kann deshalb, da EHLERS den Wurm nach mehreren Stunden verfütterte, noch kein einziges Ei einen entwickelten Embryo enthalten haben, und es ist bisher wohl noch keinem Helminthologen gelungen, mit unentwickelten Eiern eine Infektion zustande zu bringen. Und doch, wird man mir erwidern, scheint die Infektion gelungen zu sein; allerdings, und ich will die Möglichkeit nicht abstreiten, daß die von EHLERS im Oktober erhaltenen Oxyuren



am Tage der Verfütterung in das Versuchspferd gelangt sind, jedoch sicherlich nicht von dem zerschnittenen Wurm herführen, sondern die Erklärung dafür ist wahrscheinlich die, daß an dem Wurme kleine Krusten geklebt hatten oder mit dem Wurme in das Wasser gebracht waren, die, von dem After des wurmkranken Pferdes herstammend, leicht embryonenhaltige Eier enthalten konnten; dafür spricht auch die geringe Zahl von Oxyuren, die der Versuch zu Tage brachte. Die Zeit (88—93 Tage) stimmt ungefähr mit der von mir für *O. curvula* gefundenen überein.

### Zusammenfassung.

Fassen wir zum Schlusse noch einmal die Ergebnisse zusammen, die die Untersuchungen gebracht haben, so sehen wir, daß die beiden Arten *O. curv.* und *O. mastig.* zwar in sehr naher Verwandtschaft miteinander stehen, so daß sie anatomisch-histologisch nur geringe Unterschiede aufweisen, dennoch aber scharf begrenzte und gut unterscheidbare Arten bilden, wie auch aus der Verschiedenheit der Männchen hervorgeht, und daß nicht, wie RAILLIET meint, die eine nur eine Art von Dimorphismus der anderen darstellt<sup>1)</sup>. — Wir haben ferner die eigentümliche Entwicklungs-

---

1) In einem anderen Sinne läßt sich die Frage beantworten, wenn man die phylogenetische Verwandtschaft beider Arten in Betracht zieht. Es läßt sich dann ungezwungen *O. mastigodes* für eine jüngere, unseren klimatischen Verhältnissen angepaßte Form erklären. Die ältere *O. curvula* lebte wahrscheinlich ursprünglich in tropischen bzw. subtropischen Klimaten, dafür spricht ihr noch jetzt sehr häufiges Vorkommen in wärmeren Ländern (so fand SONSINO in Aegypten unter 15 Pferden 6 mit *O. curv.* behaftet), ebenso die Entwicklung der Eier nur bei hohen Temperaturen. Nachdem sie durch orientalische Pferde in unsere Gegenden eingeschleppt war, mußte sie sich den veränderten Verhältnissen anpassen. Eine Entwicklung der Eier im Freien war nur in wenigen Sommermonaten möglich; es trat dafür eine andere Art der Entwicklung ein, nämlich die am After und Perineum des Wohntieres. Hierzu war es aber nötig, daß sich die legereifen Weibchen am After festhalten konnten, und als Befestigungsmittel diente der sich mehr und mehr in die Länge erstreckende Schwanz, der bei der entwicklungsgeschichtlich jüngeren *O. mastigodes* bis 225 mm lang wird (bei *O. curv.* beträgt die größte Länge 33 mm). Die abge-

geschichte beider Arten kennen gelernt, die folgendermaßen vor sich geht. Die legereifen Weibchen wandern nach außen, legen, indem sie sich mit Hilfe ihres Schwanzes am After des Wohntieres festhalten, hier ihre Eier ab, um dann zu Grunde zu gehen. Die Eier, die zur Zeit der Ablage noch niemals einen entwickelten Embryo enthalten, haften am After und Perineum vermittelt einer klebrigen Masse, in der sie eingebettet sind, fest und entwickeln sich innerhalb 1—3 Tagen. Allmählich trocknet die Masse ein und fällt, mit Epidermisfetzen vermischt, zu Boden. Die in den Eiern eingeschlossenen Embryonen, die den Einflüssen der Außenwelt gegenüber eine große Widerstandsfähigkeit besitzen, bleiben auf dem Stallboden liegen oder gelangen mit dem Dung auf Wiesen und Felder, von wo aus wieder mit dem Futter etc. eine Infektion zustande kommen kann. Die Eier gelangen dann in den Magen, der verschließende Pfropf wird aufgelöst und die Embryonen frei, die dann allmählich durch den Dünndarm in den Dickdarm wandern und ihren bleibenden Aufenthalt im Blind- und Grimmdarm nehmen, hier inmitten des Inhaltes lebend und sich von ihm nährend.

---

legten Eier müssen aber auch am Perineum festkleben, daher die hohe Klebrigkeit der die Eier von *O. mastig.* umhüllenden Masse im Gegensatz zu der weniger klebenden von *O. curvula*. In den wärmeren Klimaten fand und findet die Entwicklung der Eier von *O. curv.* allem Anscheine nach hauptsächlich im Freien statt, die legereifen Weibchen werden deshalb gewöhnlich mit dem Kote zu Boden fallen, wie auch bei uns *O. curv.* meist nur kurze Zeit sich am After festhält, und indem es seine Eier sehr rasch ablegt, bald zu Boden fällt, auch sehr häufig noch mit Eiern erfüllt im Kote gefunden wird. Es ist daher von Vorteil, daß sich die Würmer oder Eimassen von der Farbe des Kotes möglichst wenig abheben. Nun ist in südlichen Ländern infolge der vornehmlichen Fütterung mit Mais, Gerste, Durrha etc. die Farbe des Pferdekotes eine gelbliche, während sie bei uns durch Heufütterung vorherrschend grün aussieht; es ist also dort eine gelbe, hier eine grüne Farbe schutzbringend. Die grüne hat noch den Vorteil, daß sie beim Trocknen einen mit der dunklen Farbe des Perineums übereinstimmenden Farbenton annimmt, so daß diese Krusten viel schwerer erkennbar sind als die graugelblichen von *O. curv.* Auch will ich nicht unerwähnt lassen, daß ich unter der großen Zahl von Oxyuren einige wenige gefunden habe, die eine grüngelbliche Mischfarbe aufwiesen. Zur Zeit haben wir es jedoch mit gut unterscheidbaren besonderen Arten zu thun, denn durch Verfütterung der Embryonen von *O. mastig.* erhalten wir wieder *O. mastig.* und nicht *O. curv.* und umgekehrt.

Die Zeit, die nötig ist vom Tage der Infektion bis zum Abgange legereifer Weibchen, beträgt für *O. mastigodes* etwa 4 Monate, für *O. curvula* etwa 3 Monate. Eine Entwicklung der Eier ohne Sauerstoffzufuhr ist unmöglich, folglich auch eine Vermehrung im Darne des Wohntieres ausgeschlossen.

---

Vorstehende Arbeit wurde größtenteils im zoologischen Institut der Universität Jena gemacht. Die Experimente an Pferden wurden in dem Veterinärinstitut der Universität Jena vorgenommen.

Ich gestatte mir, Herrn Prof. Dr. H. E. ZIEGLER für das mir bei Anfertigung dieser Arbeit erwiesene Interesse, sowie Herrn Med.-Assessor Dr. KÜNNEMANN für die Ueberlassung des Materials und die Erlaubnis, die Versuche im Veterinär-Institut auszuführen, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- BUNGE, G., Ueber das Sauerstoffbedürfnis der Darmparasiten. Zeitschrift f. physiologische Chemie, Bd. VIII, 1883, und Bd. XIV, 1889.
- Ueber das Sauerstoffbedürfnis der Schlammbewohner. Zeitschr. f. physiologische Chemie, Bd. XII.
- COLIN, G., Bull. Soc. centr. de Méd. vétér., 1868.
- DUJARDIN, Histoire des helminthes ou vers intestinaux, Paris 1845.
- Note sur l'appareil de la déglutition de l'Oxyure du cheval. Ann. des Sc. Nat., 3. Sér., T. XV, 1851.
- EHLERS, Zur Kenntnis der Anatomie und Biologie von *O. curvula* RUD. Archiv f. Naturgeschichte, 1899. (Auch philos. Dissertation zu Marburg 1899.)
- FIORENTINI, Sull' Ossiuride vivipara (*Oxyuris vivipara*), Pavia 1890.
- FLÖGEL, Ueber die Lippen einiger Oxyurisarten. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. XIX, 1869.
- FRIEDBERGER-FRÖHNER, Specielle Pathologie und Therapie der Haustiere, Bd. I, 1896.
- FRIEDBERGER, Jahresbericht d. K. centr. Tierarzneischule in München, 1884.
- GALEB, Organisation et développement des Oxyurides. Arch. de Zool. expér., T. VII, 1878.
- GOEZE, Naturgeschichte der Eingeweidewürmer tierischer Körper, 1782—1800.
- GURLT, Lehrbuch der patholog. Anatomie d. Haussäugetiere, 1. Teil, Berlin 1881.
- JÄGERSKIÖLD, Ueber die büschelförmigen Organe bei den Ascarisarten. Centralbl. f. Bakteriologie etc., Bd. XXIV, No. 20 u. 21.
- ILLY, G., Veterinarius, 1893, No. 10.
- KRABBE, Deutsche Zeitschrift f. Tiermedizin und vergl. Pathologie, 1880.
- KRAUSE, Magazin f. d. gesamte Tierheilkunde, 1839.
- KÜCHENMEISTER, Die in und an dem Körper des lebenden Menschen vorkommenden Parasiten, 2 Abt., 1855.
- v. LEICHTENSTERN, Einiges über *Ankylostomum duodenale*, Berlin-Leipzig 1887.
- LEUCKART, Die menschlichen Parasiten und die von ihnen herührenden Krankheiten, Bd. II, 1876.
- v. LINSTOW, Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. XLIV, 1895.
- LUTZ, Deutsche Zeitschrift für Tiermedizin, 1886.



- NASSANOW, N., 1) Sur les organes du système excréteur des Ascarides et des Oxyurides. 2) Sur les glandes lymphatiques des Ascarides. 3) Sur les organes terminaux des cellules excréteurs etc. Zool. Anzeiger, Bd. XX u. XXI, 1897 u. 1898.
- Sur les organes phagocytaires des Ascarides. Archives de Parasitologie, T. I, 1898.
- NEUMANN, L. G., Traité des maladies parasitaires non microbiennes des animaux domestiques, 2. édition, Paris 1892.
- NITSCH, Zeitschr. f. d. ges. Naturwiss., Bd. XXVIII, 1866.
- PERRONCITO, I parassiti degli uomini e degli animali utili, Milano 1882.
- PFLUG, Revue für Tierheilkunde u. Viehzucht, Bd. IV, 1881.
- PROBSTMAYER, ADAM's Wochenschrift, 1865, No. 23.
- RAILLIET, Note sur le mâle de l'Oxyure du cheval. Bull. Soc. zool. de France, 1883.
- Recueil de Méd. vét., 1887.
- RUDOLPHI, Entozoorum synopsis, Berolini 1819.
- SCHNEIDER, A., Monographie der Nematoden, Berlin 1866.
- SHIPLEY, A. E., Notes on the Excretory Cells of the Ascaridae. Zoologischer Anzeiger, Bd. XX, 1897.
- SONSINO, P., The Veterinarian for 1877.
- SPENGEL, F. W., 1) Bemerkungen zu dem Aufsatz von NASSANOW über die Exkretionsorgane der Ascariden. Zool. Anzeiger, Bd. XX, 1897. 2) Noch ein Wort über die Exkretionszellen der Ascariden. Ebenda.
- VIX, A., Ueber Entozoen bei Geisteskranken. Allg. Zeitschr. f. Psych., Bd. XVII, 1860.
- WESTRUMP, De Helminthibus acanthocephalis, 1821.
- ZEDER, Anleitung zur Naturgeschichte der Eingeweidewürmer, 1803.
- ZIEGLER, H. E., Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. LX, 1895.
- ZÜRN, Die Schmarotzer auf und in dem Körper unserer Haus- säugetiere, Weimar 1882.

### Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1a. Männchen von *Oxyuris curvula*, Kopie der Zeichnung von EHLERS. Natürl. GröÙe.

Fig. 1b. Legereifes Weibchen derselben Art. Natürl. GröÙe.  
v Vulva, a After.

Fig. 2a. Männchen von *O. mastigodes*. Natürl. GröÙe.

Fig. 2b. Legereifes Weibchen von *O. mastigodes*. Natürl. GröÙe. v Vulva, a After.

Fig. 3. Junges Weibchen von *O. mastigodes* (Hautmuskelschlauch aufgeschnitten und ausgebreitet). *oe* Oesophagus, *D* Darm, *a* After, *va* Vagina, *u* Uterus, *up* unpaarer Ast der Eileiter, *rs* Receptaculum seminis, *ov* Ovarium.

Fig. 4. Querschnitt durch den Anfangsteil des Oesophagus (*O. mastig.*). *mh* Mundhöhlenrand, *oe* Oesophagus, *oep* Oesophaguspapillen.

Fig. 5. Schnitt auf der Höhe des Nervenringes (*O. mastig.*). *oe* Oesophagus, *s* Seitenfeld, *sm* Submedianfeld, *d* Rückenfeld, *v* Bauchfeld, *nr* Nervenring.

Fig. 6. Schnitt dicht hinter 5 (*O. mastig.*). *d* Rückenfeld, *v* Bauchfeld, *s* Seitenfeld, *k* Kern im Seitenfeld, *gz* Ganglienzellen, *nr* Nervenring, *oe* Oesophagus.

Fig. 7. Schräger Schnitt dicht hinter dem Nervenring eines jungen Weibchens von *O. mastigodes*. *oe* Oesophagus, *oed* Oesophagusdrüsen, *m* Muskelzellen, *mk* Kerne in denselben, *d* Rückenfeld, *v* Bauchfeld, *s* Seitenfeld, *as* Anhangskörper des Seitenfeldes, *nk* netzförmiger Körper im Seitenfelde, *cu* Cuticula.

Fig. 8. Querschnitt dicht hinter dem Nervenring bei einem legereifen Weibchen von *O. mastigodes*. *d* Rückenfeld, *v* Bauchfeld, *s* Seitenfeld, *as* Anhangskörper des Seitenfeldes (von dunklen Strängen durchzogen), *oe* Oesophagus, *m*<sub>1</sub>, *m*<sub>2</sub> Muskelzellen.

Fig. 9. Schnitt durch die Mitte eines jungen Weibchens von *O. mastig.* *d* Rückenfeld, *v* Bauchfeld, *s* Seitenfeld, *D* Darm, *u* Uterus, *ei* Eileiter, *ov* Ovarium, *Rh* Rhachis, *Kde* Keimbläschen.

Fig. 10. Schnitt durch ein Männchen von *O. mastig.* auf der Höhe des Zusammentrittes der vorderen Exkretionsgefäße. *d* Rückenfeld, *v* Bauchfeld, *D* Darm, *as* äußere Schicht des Seitenfeldes, *is* innere Schicht des Seitenfeldes, *qc* Querkanal, *sbl* Sammelblase.

Fig. 11. Schnitt durch die Mitte eines Männchens von *O. mastigodes*. *d* Rückenfeld, *v* Bauchfeld, *s* Seitenfeld, *ex* Exkretionsgefäß, *D* Darm, *H* Hoden, *m* Muskelzellen.

Fig. 12 u. 13. Hinterende eines Männchens von *O. mastigodes*. Fig. 12 von der Seite (schwach vergrößert), Fig. 13 von unten (stärker vergrößert). *gk* gabelförmig gespaltenes Schwanzende, *cu* Cuticula, *sp* Spiculum, *ppp* präanale Papillen, *pop* postanale Papillen, *a* After.

Fig. 14. Darmzotte (stark vergrößert). *ps* Porensaum, *k* Kerne der Epithelzellen, *Bm* Basalmembran, *lm* Querschnitt der Längsmuskulatur, *Qum* Quermuskulatur, *ch* Chylusraum, *sp* Spaltlücken.

Fig. 15a—e. Embryonalentwicklung.

# Helminthen von den Ufern des Nyassa-Sees, ein Beitrag zur Helminthen-Fauna von Süd-Afrika.

Von

Dr. v. Linstow  
in Göttingen.

Mit Tafel XIII u. XIV.

---

Herr Dr. COLLIN sandte mir im Auftrage des Herrn Geheimrat MÖBIUS eine Sammlung Helminthen zur Bearbeitung, welche Herr Stabsarzt Dr. FÜLLEBORN in den Jahren 1897—1899 in Deutsch-Ostafrika, besonders am Rukwa- und Nyassa-See gesammelt hatte, und sage ich an dieser Stelle nochmals meinen besten Dank für die wertvolle Sendung. Der Besprechung der Arten füge ich die Katalognummern der zoologischen Sammlung des Königlichen Museums für Naturkunde in Berlin bei.

## Nematoden.

### *Ascaris lumbricoides* L.

3855. 3856. Aus Homo sapiens, europäischer Missionar und an Gastroenteritis haemorrhagica gestorbener Askári; im Darne. Langenburg am Nyassa-See; 12. I. 98.

### *Ascaris attenuata* MOL.<sup>1)</sup>

3415. 3416. F. 1717. F. 1725. Aus Python spec.? und Python natalensis GMEL.; in Darm, Oesophagus und Lunge. Lindi, Langenburg am Nyassa-See; III. 97; VII. 98.

### *Ascaris rubicunda* SCHN.

3417. 3418. Aus Python sp.?; Magen. Lindi; III. 97.

---

1) v. LINSTOW, Mitteil. aus d. zool. Samml. des Mus. für Naturk. in Berlin, Bd. I, Heft 2, Berlin 1899, S. 6, Tab. I, Fig. 5. u. 6.

**Ascaris spiculigera** RUD.

3859. 3861. F. 1800. Aus Plotus Levaillanti LICHT., Magen; Phalacrocorax africanus GMEL., Magen; Pelecanus spec.?, Darm. Langenburg am Nyassa-See, Mirambo daselbst, Rukwa-See; 18. I. 98; 19. II. 98; 26. II. 98; 19. VI. 99.

**Ascaris mystax** RUD.

F. 1721. Aus Felis serval SCHREB., Darm. Langenburg am Nyassa-See; VIII. 98.

**Ascaris ferox** HEMPR. und EHRENB.

F. 1806. Aus Heterohyrax mossambica PTRS., Dickdarm. Rukwa-See; 18. VI. 99.

**Ascaris spec.?**

F. 1813. Aus Chromis spec.? am Herzbeutel; eine große Larve, Lippen noch nicht entwickelt. Rukwa-See; 27. VI. 99.

**Strongylus (Deletrocephalus) brachylaimus** n. sp.

Fig. 1 u. 2.

F. 1804. Aus Heterohyrax mossambica PTRS., Dickdarm. Rukwa-See; 18. VI. 99.

Die Cuticula ist in Abständen von 0,021 mm querverringelt; am Kopfe findet man einen vorn schmaleren, hinten breiteren Aufsatz mit abgerundetem Hinterrande (Fig. 1); er schließt einen Mundbecher ein, dessen Wandung von etwa 50 Stäbchen gestützt wird, deren vordere mitunter gespaltene Enden frei vorgedrängt werden können; in den 4 Submedianlinien stehen am Hinterrande dieses Aufsatzes 4 große Papillen, während vorn nach außen von dem Mundbecher 4 feine, kolbenartige Papillen vorragen; der Oesophagus ist auffallend kurz; er nimmt beim Männchen  $\frac{1}{2}$ , beim Weibchen  $\frac{1}{3}$  der ganzen Länge ein.

Das Männchen wird 13 mm lang und 0,63 mm breit; am Schwanzende wird die Bursa von 2 großen Seiten- und einem kleinen Mittellappen gebildet; die ersteren werden von 6 Rippen gestützt, Rippe 1 und 2 sowohl wie Rippe 4 und 5 liegen aneinander, letzte beiden sind breit; der Mittellappen führt 4 Rippen, von denen die beiden äußeren kürzer sind (Fig. 2); die sehr langen Cirren messen 2,96 mm, und ihre Endspitzen sind verwachsen; sie gleiten in einem 0,10 mm langen Stützapparat.



Das Weibchen hat eine Länge von 20 mm und eine Breite von 0,88 mm; das konisch zugespitzte Schwanzende macht  $\frac{1}{96}$  der Gesamtlänge aus; die Vagina mündet dicht vor dem Anus; der durch sie gebildete vordere Körperteil verhält sich zum hinteren wie 500 : 11; vor dem Anus steht eine halbkugelförmige Anschwellung mit schräg von der Dorsallinie nach hinten ziehenden Muskeln; die Vagina endigt in eine andere halbkugelförmige Anschwellung, vor der die Cuticula an einer 0,89 mm langen Strecke aufgetrieben ist; die Eier sind 0,014 mm lang und 0,007 mm breit.

***Strongylus bifurcatus* CREPL.**

F. 1716. Aus Papio Langheldi MICH. Langenburg am Nyassa-See.

***Filaria bicoronata* n. sp.**

Fig. 3.

F. 1809. Aus dem Darne (?) von Adenota spec.? Rukwa-See; 29. VI. 99.

Es ist nur 1 junges Weibchen vorhanden, das 62 mm lang und 0,63 mm breit ist; die Kopfbewaffnung aber ist so auffallend und charakteristisch, daß nach dieser allein die Art leicht zu erkennen ist; dieselbe besteht aus 2 sehr großen, zweispitzigen, pyramidenförmigen Bohrzähnen (Fig. 3), dahinter stehen 2 Papillen; der Oesophagus nimmt  $\frac{1}{10}$  der ganzen Länge ein, die Vagina endigt 0,48 mm vom Kopfende; Eier waren noch nicht entwickelt; das hinten abgerundete Schwanzende ist stark verdünnt. Daß der Fundort der Darm gewesen ist, ist kaum anzunehmen. In anderen Antilopen kommen ähnliche Arten vor, wie *Filaria cornuta* v. LINST. in einer Antilope von Kamerun und *Filaria bidentata* MOLIN aus brasilianischen Cervus-Arten; auch *Filaria terebra* DIES. aus dem Reh gehört hierher.

***Filaria acetabulata* n. sp.**

Fig. 4 u. 5.

3858. Aus Alcedo oder Halcyon, Leibeshöhle. Langenburg am Nyassa-See; 6. III. 98.

Das Kopfende trägt 2 Zähne, die außen gerundet sind, innen aber gerade, parallele Seiten haben (Fig. 4); der Körper ist von vorn nach hinten verdünnt, und ein Anus ist nicht sichtbar; die Cuticula ist glatt; das Schwanzende ist abgerundet. Das Männchen

ist 57 mm lang und 0,53 mm breit; der Oesophagus nimmt  $\frac{1}{27,7}$  der Gesamtlänge ein; am Schwanzende stehen jederseits 4 prä- und 1 postanale gestielte Papillen; die Cirren sind ungleich und 0,26 und 0,19 mm lang; hinter der Geschlechtsöffnung steht eine Art Saugnapf (Fig. 5).

Das 140—160 mm lange und 0,90 mm breite Weibchen hat einen  $\frac{1}{38,6}$  langen Oesophagus; die Vagina liegt ganz vorn, und die einen entwickelten Embryo enthaltenden Eier sind 0,044 mm lang und 0,036 mm breit.

#### **Spiroptera spec.?**

F. 1590. Aus *Mus minimus* PTRS., Magen. Langenburg am Nyassa-See; 2. II. 98; geschlechtlich unentwickelt.

#### **Spiroptera Nyctinomi n. sp.**

Fig. 6.

F. 1591. Aus *Nyctinomos Martiensseni* PTRS., in Cysten der Magenwand. Langenburg am Nyassa-See; 4. III. 98.

Eine Larve, die in kugelförmigen, 0,28 mm großen Cysten liegt; der Körper ist kurz und dick, die Länge beträgt durchschnittlich 0,39 mm, die Breite 0,042 mm; Oesophagus  $\frac{1}{3,3}$ , Schwanzende  $\frac{1}{10}$  der ganzen Körperlänge; die Haut ist querverringelt; am abgerundeten Kopfe stehen 2 rundliche Vorsprünge (Fig. 6); am Schwanzende bemerkt man eine kleine Spitze; ähnliche encystirte Nematodenlarven wurden von v. SIEBOLD unter dem Namen ? *Trichina spiralis*, von DIESING unter dem Namen *Trichina affinis* und von mir unter dem Namen *Spiroptera* (*Filaria*) *Vesperuginis* beschrieben.

#### **Heterakis recurvata n. sp.**

Fig. 7.

F. 1592. Aus *Eurystomus afer* GMEL., Darm. Langenburg am Nyassa-See; 18. VII. 98.

Die Cuticula ist glatt; am abgerundeten Kopfe bemerkt man 6 im Kreise stehende Papillen; das Kopfe ist nach der Rückenseite gekrümmt, und das Schwanzende ist zugespitzt; der Oesophagus, der beim Männchen  $\frac{1}{7}$ , beim Weibchen  $\frac{1}{7,9}$  der ganzen Länge einnimmt, trägt am Ende einen kugelförmigen Bulbus.

Das 6,78 mm lange und 0,23 mm breite Männchen hat einen Schwanz, der  $\frac{1}{25,7}$  der Gesamtlänge ausmacht und nach der Bauch-

seite gekrümmt ist; die langen und breiten Cirren messen 0,88 mm; an der Bauchseite steht ein langgestreckter Saugnapf, der links und rechts von radiär zusammenstrahlenden Muskeln eingefasst wird; jederseits stehen 2 prä- und 6 postanale Papillen (Fig. 7).

Das Weibchen ist 9,26 mm lang und 0,43 mm breit, der Schwanz nimmt  $\frac{1}{4}$  der Länge ein; die Vagina liegt etwas vor der Körpermitte und teilt die Länge im Verhältnis von 11 : 15; das Schwanzende ist lang zugespitzt, und die sehr zahlreichen Eier sind 0,049 mm lang und 0,036 mm breit.

**Heterakis cristata** n. sp.

Fig. 8 u. 9.

3857. Aus Balearica regulorum BENN., Darm. Langenburg am Nyassa-See; 3. III. 98.

Die Haut ist quervergeringelt; starke Krausen in den Seitenlinien reichen vom Kopfende 1,22 mm weit nach hinten; das Kopfende trägt 3 Lippen, wie bei Ascaris; die beiden ventrolateralen sind länger und führen an den einander zugekehrten Flächen 2 stumpfe Zähne; die dorsale ist länger als breit, vorn gerade abgeschnitten und in der Mitte verbreitert (Fig. 8); das Schwanzende ist konisch zugespitzt; der Oesophagus nimmt  $\frac{1}{9}$  der ganzen Länge ein.

Das Männchen wird 38 mm lang und 1,34 mm breit; das Schwanzende macht  $\frac{1}{2}$  der Gesamtlänge aus; an der Bauchseite steht ein kreisförmiges, nach hinten erweitertes, saugnapfartiges Gebilde; jederseits finden sich 2 prä- und 7 postanale, sehr große, hinten sich berührende Papillen.

Beim 57 mm langen und 1,76 mm breiten Weibchen nimmt der Schwanz  $\frac{1}{8}$  Teil der Länge ein; die sehr dickschaligen Eier sind 0,091 mm lang und 0,062 mm breit.

**Physaloptera dilatata** RUD.

F. 1716. Aus Papio Langheldi MTCH. Langenburg am Nyassa-See.

**Physaloptera acuticauda** MOL.

F. 1589. Aus Elanus caeruleus DESF., Magen. Kalinga, Uhehe, Udschungu-Berge, Nyassa-See.

**Dispharagus invaginatus** n. sp.

Fig. 10 u. 11.

3860. Aus dem Magen eines nicht bestimmten Vogels. Langenburg am Nyassa-See; 23. IV. 98.

Die Cuticula ist in Abständen von 0,035 mm gröber und von 0,008 mm feiner quergeringelt; am Kopfe stehen 2 konische dorsoventrale Lippen, vorn am Körper sieht man Halskrausen, die bis 0,57 mm nach hinten laufen, dann wieder zurückbiegen und sich in der Dorsal- und Ventrallinie 0,24 mm vom Kopfe zu einer Schlinge vereinigen, ähnlich wie bei *Dispharagus anthuris*; 0,7 mm vom Kopfe steht dorsal und ventral eine große, dreispitzige Nackenpapille (Fig. 10).

Das Männchen wird 8,46 mm lang und 0,22 mm breit; der Oesophagus nimmt  $\frac{1}{8,2}$ , das abgerundete Schwanzende  $\frac{1}{9,5}$  der ganzen Länge ein; an dem in der gewöhnlichen Weise gebildeten Schwanzende stehen jederseits 4 prä- und 5 postanale Papillen; die ungleichen Cirren messen 0,062 und 0,047 mm.

Das 9,55 mm lange und 0,31 mm breite Weibchen hat einen Oesophagus von  $\frac{1}{8,9}$  Körperlänge; das Schwanzende ist merkwürdig gebildet; ein von 4 Längsrippen gestützter, hyaliner Hauttrichter überragt nach hinten das abgerundete Schwanzende weit (Fig. 11); in diesen Trichter mündet der Anus und dicht davor die Vagina, so daß man oft Eier in demselben findet, die 0,029 mm lang und 0,018 mm breit sind; der Uterus füllt fast den ganzen weiblichen Körper aus.

**Pterocephalus viviparus** v. LINST.

F. 1802. F. 1811. Aus *Equus Crawshayi* Pocock, Magen, Blinddarm und Dickdarm. Rukwa-See; 25. VI. 99.

Diesen merkwürdigen Nematoden fand ich unter der bei *Ascaris attenuata* angeführten Berliner Sammlung und habe ihn a. a. O.<sup>1)</sup> beschrieben; diese Exemplare waren in *Equus Böhmi* MICH. am oberen Bubu in Ostafrika gefunden.

**Oxyuris tenuicauda** n. sp.

Fig. 12 u. 13.

F. 1799. F. 1801. Aus *Equus Crawshayi* Pocock, Crassum, besonders *Regio colialis*. Rukwa-See; 25. VI. 99.

---

1) l. c. S. 12—13, Taf. II, Fig. 22—24, 26, 27; Taf. IV, Fig. 41.



Die Haut ist quergeringelt; die Mundöffnung ist sechseckig, ohne Lippen, Zähne oder Papillen (Fig. 12); es sind nur Weibchen vorhanden, deren Körper vorn verdickt ist, während das Schwanzende stark und fadenförmig verdünnt ist, so daß die Gestalt an *Oxyuris flagellum* erinnert; die Länge beträgt 50–75 mm, die Breite vorn 0,66 mm, am Schwanzende hinten 0,032; der Oesophagus ist kurz, vorn verdickt, in der Mitte verdünnt und hinten mit einem Bulbus versehen, er nimmt  $\frac{1}{26}$  der ganzen Länge ein; die Vagina liegt vor der Mitte, und der durch sie gebildete vordere Körperabschnitt verhält sich zum hinteren wie 11 : 50; der Schwanz macht  $\frac{1}{11,2}$  der Gesamtlänge aus; die Eier sind 0,078 mm lang und 0,034 mm breit, und die äußere Schale ist an einem Pole unterbrochen (Fig. 13); das Keimbläschen ist sehr groß und deutlich.

***Oxysoma acuticauda* n. sp.**

Fig. 14.

F. 1808. Aus Numida Rikwae REIB., Darm. Usanga am Rukwa-See; 26. V. 99.

Das Kopfende ist abgerundet und besitzt keinen Mundbecher; der Oesophagus, welcher beim Männchen  $\frac{1}{10,7}$ , beim Weibchen  $\frac{1}{12,5}$  der Länge einnimmt, hat am Ende einen kugelförmigen Bulbus; der Anfang des Darmes ist verdickt; das Schwanzende macht beim Männchen  $\frac{1}{38}$  und beim Weibchen  $\frac{1}{18,7}$  der ganzen Länge aus und ist bei beiden Geschlechtern fein zugespitzt.

Das 10,5 mm lange und 0,39 mm breite Männchen hat gleiche, 0,88 mm lange Cirren und jederseits 3 prä- und 5 postanale Papillen; in der Gegend der Wurzel der Cirren steht in der Bauchlinie eine gestreckte, saugnapfähnliche Grube (Fig. 14).

Das Weibchen ist 14,8 mm lang und 0,51 mm breit; die vor der Körpermitte liegende Vagina teilt den Körper im Verhältnis von 11 : 14; die Eier sind 0,047 mm lang und 0,034 mm breit.

Die Art ist dem aus der anderen erwähnten Berliner Sammlung stammenden *Oxysoma gracile* v. L.<sup>1)</sup> aus *Frauncolinus* nahe verwandt.

***Oxysoma tricirratum* n. sp.**

Fig. 15.

F. 1803. Aus *Sternotherus nigricans* DONNDORF, Darm. Rukwa-See; 27. VI. 99.

1) l. c. S. 20, Taf. V, Fig. 64 u. 65.

Die Cuticula ist glatt und das Kopfende ist abgerundet und mit 6 im Kreise stehenden, langgestielten Papillen versehen; der Oesophagus nimmt bei beiden Geschlechtern  $\frac{1}{3}$  der Länge ein und endigt mit einem kugelförmigen Bulbus; das Schwanzende ist bei Männchen wie Weibchen zugespitzt, bei letzterem lang; es nimmt beim Männchen  $\frac{1}{22.8}$ , beim Weibchen  $\frac{1}{9.7}$  der ganzen Körperlänge ein.

Das 17 mm lange und 0,55 breite Männchen ist dadurch ein Unikum unter sämtlichen bekannten Nematoden, daß es 3 Cirren besitzt; die beiden äußeren messen 0,95, der mittlere 0,70 mm (Fig. 15); die äußeren sind an der Außenseite mit Knötchen besetzt; an der Rückseite sind sie punktiert; jederseits stehen 6 postanale Papillen, 3 dicht hinter der Kloake, 3 ganz hinten, und außerdem findet sich 1 unpaare präanale.

Das Weibchen wird 19,1 mm lang und 0,55 mm breit; die Vagina liegt hinter der Körpermitte; der durch sie gebildete vordere Körperabschnitt verhält sich zum hinteren wie 5 : 3; die Eier sind 0,11 mm lang und 0,07 mm breit.

#### **Trichocephalus dispar** RUB.

F. 1718. Aus Cercopithecus rufoviridis GEOFFR.. Langenburg am Nyassa-See; 30. XI. 98.

### **Gordiiden.**

#### **Chordodes capillatus** n. sp.

Fig. 16.

3854. Aus Rhombodera scutata KORSCH, einer Mantide von Langenburg am Nyassa-See; 31. XII. 97.

Das weibliche Exemplar, eine Larve, ist 219 mm lang und 2,01 mm breit; die Farbe ist schwärzlich-braun, das konisch verjüngte Kopfende ist hellbraun; das Schwanzende ist napfförmig eingezogen. Die Cuticula ist fein und dicht mit gleichmäßigen Buckeln besetzt und erscheint chagriniert; man unterscheidet 3 Areolen-Arten: 1) rundliche mit etwas hellerem Hof, welche die Hauptmasse ausmachen; 2) in Gruppen gestellte dunklere, ebenfalls mit hellerem Rande; die Gruppen erscheinen bei schwacher Vergrößerung wie dunkle Flecke; 3) in der Mitte dieser letzteren dunkle, einzelne, im Innern und am Rande heller, von denen Büschel hyaliner, langer Haare ausgehen, die oft in 4 Büschel geordnet sind und bei auffallendem Licht weiß erscheinen.

**Chordodes tuberculatus** n. sp.

Fig. 17.

F. 1810. Aus dem Nyassa-See bei Langenburg; 15. IV. 99, bei 160 m Tiefe gedregt.

Ein weibliches Exemplar, 195 mm lang und 0,48 mm breit, das dunkelbraun mit dunkleren Flecken und bei auffallendem Lichte metallisch glänzend ist; beide Körperenden sind abgerundet, das vordere ist verdünnt; die Cuticula zeigt 4 Areolen-Arten: 1) runde mit heller Mitte und strahliger Zeichnung; 2) in den dunklen Flecken rundlich erhabene, 3) in deren Mitte schlankere, auf deren Spitze Granulationen stehen; 4) unter ihnen einzelne dicke mit einem fingerförmigen Aufsatz.

**Chordodes digitatus** n. sp.

Fig. 18.

F. 1805. Aus einem Tümpel auf dem Unyika-Plateau, nördlich vom Konde-Land; 11. VII. 99.

Die Größenverhältnisse sind folgende bei den einzelnen Exemplaren:

Länge	Breite
140 mm	0,84 mm
110 „	0,57 „
80 „	0,56 „
70 „	0,41 „ (Rudiment)
50 „	0,44 „ „

Die Farbe ist hellbraun mit dunkelbraunen Flecken; beide Körperenden sind abgerundet, und das Kopfende ist stark verdünnt. Die Cuticula führt 3 Areolen-Arten: 1) runde, granuliert, welche die Hauptmasse ausmachen; 2) runde mit einer hyalinen, fingerförmigen Verlängerung und 3) größere, nach außen erweiterte, mit büschelförmigen Filamenten; diese letzteren bedingen die dunklen Flecken.

**Chordodes echinatus** n. sp.

Fig. 19.

F. 1722. Aus dem Lumbiva-Fluß bei Langenburg.

Das eine Exemplar ist 59 mm lang und 0,40 mm breit; die Farbe ist hellbraun; das Kopfende ist abgerundet, das Schwanzende gerade abgestutzt; die ganze Cuticula ist mit dicht gedrängten Längsreihen besetzt, die von sehr feinen, sich mit den konvexen

Flächen berührenden Häkchenpaaren gebildet werden, die 0,0052 mm hoch sind und etwa die Form der sog. Wappenlilien haben, eine Cuticula-Bildung, wie sie bei den Gordien bisher noch nicht beobachtet ist.

In Afrika sind bisher an Gordiiden gefunden:

*Chordodes capensis* CAMERANO (1895); die Cuticula trägt lange, isolierte Fäden;

*Chordodes ferox* CAMERANO (1897) mit wesentlich anders gebildeter Cuticula als bei unseren Arten;

*Parachordodes Raphaelis* CAMERANO (1893) gehört einem anderen Genus an;

*Gordius crassus* GRUBE (1849) und

*Gordius verrucosus* BAIRD (1853) sind nicht erkenntlich beschrieben.

## Mermithen.

***Spinifer Fülleborni* n. gen., n. spec.**

Fig. A—E.

F. 1822. Aus einem Termiten-Bau; am Nyassa-See, Weg zu den Wawayi von Bulongwa aus, 2300 m hoch. Eine merkwürdige, Mermisartige Larve, zu den Pluromyariern gehörig.

Der kleine, am Grunde eines Termiten-Baues gefundene Nematelminthe bildet runde, flache, aus 2—3 Windungen bestehende Teller von 1,14 mm Durchmesser (Fig. A). Gestreckt gedacht, beträgt die Länge 7,30 mm und die Breite vorn 0,26 mm; nach hinten nimmt sie ab, und in der Gegend der Stachel beträgt sie 0,16 mm. Das Kopfende ist breit abgerundet (Fig. B); die Mundöffnung ist, wie bei *Mermis aquatilis* DUJ., nach der Ventrallinie gerückt; hier beginnt ein chitinöses Oesophagusrohr, das sich in Windungen 0,31 mm weit nach hinten verfolgen läßt; dann verbreitert sich der Oesophagus und besteht aus einer dicken Schicht Cirkulärfasern, im Innern aus Längszügen (Fig. E *ö*), die ein kleines Lumen frei lassen. Die dicke Cuticula ist ungeringelt und 0,0043 mm breit (Fig. E *c*); die Muskulatur ist 0,0125 mm dick und wird durch 4 Längswülste in 4 Längsfelder geteilt (Fig. E *m*); die Breite der dorsalen verhält sich zu der ventralen wie 4 : 3. Der Dorsal- und Ventralwulst entspringen mit schmaler Basis (Fig. E *d* und *v*); letzterer ist nach innen stärker verbreitert; die Ventrolateralwülste wurzeln etwas ventralwärts von den Seiten-



linien und haben eine breite Basis (Fig. E *vl*). Darm und Anus fehlen, ebenso Geschlechtsorgane, und der ganze Körper ist, wie bei *Mermis*, mit 0,0052—0,0091 mm großen Fettkügelchen ausgefüllt (Fig. E *f*). 0,35 mm vom abgerundeten Schwanzende stehen 2 mit den durchbohrten Spitzen die Cuticula durchsetzende, in seitlicher Lage sich deckende Stacheln (Fig. C, D), die 0,106 mm lang sind; an die Basis treten nach den verschiedensten Richtungen strahlende Muskelzüge. In der Gegend der Stacheln ist die Cuticula an einer 0,32 mm langen Stelle dorsal verdickt (Fig. C).

Vermutlich haben wir es hier mit einem Termitengast zu thun, der den zahlreichen Ameisengästen an die Seite zu stellen wäre, deren JANET<sup>1)</sup> nicht weniger als 1246 Arten aufzählt.

Bei *Mermis* leben die Larven parasitisch; die Muskulatur besteht aus 6 Feldern, und die Stachel vor dem Schwanzende fehlen.

Der einzige aus *Termes* bekannte Parasit ist *Isakis* (*Isacis*) *migrans* LESPÉS<sup>2)</sup>; die Art gehört übrigens zu *Rhabditis*; das Männchen hat 2 gleiche Spicula; die Gattung *Isacis* ist neuerdings von PARONA<sup>3)</sup> genau definiert; der Oesophagus ist sehr kurz und breit, das Männchen hat nur 1 Spiculum und 2 Papillenreihen; unsere Form hat aber weder mit *Rhabditis* noch mit *Isacis* etwas zu thun.

### Acanthocephalen.

#### ***Echinorhynchus taeniatus* n. sp.**

Fig. 20—22.

F. 1797. Aus *Numida Rikwae* REHW., Darm. Am Rukwa-See; 26. V. 99.

Man kennt eine Anzahl von *Echinorhynchen*, welche regelmäßige, rundliche Anschwellungen zeigen, so daß man den Körper rosenkranzförmig genannt hat, wie *Echinorhynchus taenioides* DIES., *Ech. spira* DIES. und *Ech. echinodiscus* DIES., welche von HAMANN<sup>4)</sup> eingehend beschrieben sind; bei dieser Art aber sieht man regel-

1) Rapports des animaux myrmécophiles avec les Fourmis, Limoges 1897.

2) Annales Sc. nat., 4. sér. Vol. V, Paris 1856, p. 335—336, pl. VIII, fig. 10—15.

3) Atti Soc. Ligust. Sc. natur., Vol. VII, Fasc. 2, Genova 1896, p. 4—6, tab. I, fig. 11—19.

4) Nematelminthen, II, Jena 1895, S. 3—26, Taf. I—III.

mäßige Absätze, welche eine Gliederung vortäuschen, die am Hinterrande im optischen Längsschnitt seitlich spitzwinklige Konturen zeigen, so daß der Körper ganz dem einer Tänie gleicht (Fig. 20).

Die Länge beträgt 36—70 mm, die Breite 0,99—2,37 mm; man zählt etwa 70 scheinbare Segmente, die an einer 5 mm großen Strecke am Kopffende fehlen; ganz hinten werden sie undeutlich, vorn erscheinen die Konturen gesägt wie bei Tänien. Das Rostellum ist sehr kurz und schmal und trägt nur 3 Querreihen von je 6 Haken, die 0,27 mm lang sind; der Wurzelast ist kurz und breit und nur wenig länger als der Hakenast (Fig. 21); die Lemniskn sind 2,10 mm lang und 0,27 mm breit; die elliptischen Eier haben eine Länge von 0,078 mm und eine Breite von 0,042 mm; sie besitzen 2 dicke Schalen, von denen die äußere gewellte Längslinien zeigt (Fig. 22).

### Trematoden.

#### *Distomum hepaticum* ABILD. var. *aegyptiaca* LOOSS.

3863. 3864. Aus *Ovis aries*, Leber, und *Bos zebu*, Leber. Langenburg am Nyassa-See; 13. III. 98.

Diese Varietät ist von Looss<sup>1)</sup> in ausgezeichneter Weise beschrieben; seine Exemplare waren 25—31 mm lang, während unsere eine Länge von 48 mm bei einer Breite von 10 mm erreichten; die einheimischen Exemplare werden 25—28 mm lang und sind verhältnismäßig breiter.

### Cestoden.

#### *Taenia africana* n. sp.<sup>2)</sup>.

F. 1701. F. 1712. Aus *Homo sapiens*, Darm. Langenburg am Nyassa-See.

Die Träger dieses Parasiten waren in beiden Fällen Schwarze, Askáris, die vielfach rohes Zebu-Fleisch essen.

1) Recherches sur la faune parasitaire de l'Egypte, I, Le Caire 1896, p. 33—36, pl. III, fig. 16, pl. XI, fig. 117—118.

2) Centralblatt für Bakteriöl., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Bd. XXVIII, 1900, I. Abt., No. 16, S. 485—490, Fig. 1—13.

Die Gesamtlänge beträgt etwa 1275 mm; der Scolex ist 1,38 mm breit, 1,03 mm dick und 0,47 mm lang; er ist schmäler als der auf ihn folgende Proglottidenkörper; die Saugnäpfe sind 0,63 mm groß und haben ein kleines, 0,088 mm breites Lumen, dessen Ränder rundliche Vorbuchtungen zeigen, von denen radiäre Strahlungen nach der Peripherie gehen; ein scheitelständiger, 5. Saugnapf ist 0,06 mm groß; eine Hakenbewaffnung fehlt. Alle Proglottiden sind breiter als lang; die Größenverhältnisse sind:

	Länge	Breite	Dicke
dicht hinter dem Scolex	0,16 mm	1,78 mm	0,59 mm
vorn	1 "	5 "	0,75 "
in der Mitte	2 "	7 "	1,06 "
weiter hinten	3 "	9 "	1,20 "
am Ende	7 "	15 "	1,35 "

Volle Geschlechtsreife ist eingetreten in Gliedern, die 2 mm lang und 7 mm breit sind; die Gesamtzahl der Glieder beträgt etwa 600, Geschlechtsreife ist beim 150. vorhanden, die letzten enthalten nur den Uterus mit Eiern. Die Geschlechtsöffnungen stehen, unregelmäßig abwechselnd, genau in der Mitte des Proglottidenrandes. Die sehr großen Hauptlängsgefäße, von denen jederseits eines vorhanden ist, sind am Hinterende der Proglottiden durch eine Anastomose verbunden, deren Durchmesser einem Drittel des dorsoventralen Glieddurchmessers gleichkommt; die Gefäße verlaufen sehr stark geschlängelt, und ihren Windungen folgen jederseits 3 Hauptlängsnerven, von denen der mittlere der größere ist und einen halbmondförmigen Querschnitt hat; die Nerven liegen eng an der Außenwand des Gefäßes.

Der birnförmige Cirrusbeutel ist 0,44 mm lang und 0,13 mm breit; der in ihm liegende Cirrus ist 0,052 mm breit; er macht in der verbreiterten Innenseite des Cirrusbeutels eine Schlinge, und die das Lumen auskleidende Membran trägt nach außen gerichtete Borsten. Das Vas deferens ist ungemein stark entwickelt; es nimmt  $\frac{2}{3}$  des Proglottiden-Querdurchmessers ein und erfüllt die ganze zwischen den Transversalmuskeln liegende Markschiebt, die 0,32 mm stark ist, während die von sehr reichen Windungen erfüllte Schicht von vorn nach hinten 0,09—0,10 mm mißt; die sehr zahlreichen rundlichen oder ovalen Hoden messen 0,053—0,070—0,088—0,114 mm.

Der Keimstock besteht aus fächerförmig liegenden Drüsen-schläuchen, welche im Querdurchmesser im 2. und 3. Viertel liegen, von vorn nach hinten aber nur einen schmalen Teil frei lassen;

alle Schläuche strahlen mit dem dünnen, inneren Ende nach der hinten im Gliede in der Mittelachse liegenden Schalendrüse zu. Der Dotterstock liegt hinter der letzteren am hinteren Gliedrande und ist von links nach rechts 1,70 mm breit, von vorn nach hinten 0,079 mm lang. Die Vagina ist 0,035 mm breit; dicht hinter dem Genitalsinus ist sie verbreitert; ihr Verlauf ist fast geradlinig von diesem bis zur Schalendrüse, und in ihrer ganzen Länge ist die Innenwand mit dicht gestellten, nach außen gerichteten Borsten besetzt, die in der erwähnten Erweiterung Querfalten bilden; umgeben ist sie vom Anfang bis zum Ende von einer Schicht kugelförmiger Kerne. Die dickschaligen Eier sind kugelförmig und 0,0312—0,0338 mm groß; seltener findet man ovale von 0,0390 mm Länge und 0,0338 mm Breite; die Schale besteht aus radiär gestellten Stäbchen und die Haken der Onkosphäre sind 0,0078 mm groß. Der Uterus erscheint bei Quetschpräparaten dem bloßen Auge als einheitliche Masse; er besteht aus einem in der Mittelachse von vorn nach hinten ziehenden Hauptstamm, von dem nach links und rechts 15—20—24 ungeteilte Querstämmen ausgehen, die 0,18 mm breit sind und eine größere Länge als der Hauptstamm haben.

*Taenia saginata* GOEZE ist mit dieser Art nahe verwandt, unterscheidet sich aber in allen Punkten von ihr. Bei einer mittleren Länge von 4000 mm zählt man durchschnittlich 1000 Glieder, die in der Mitte quadratisch, dann aber viel länger als breit werden; die letzten sind 3—4 mal länger als breit; die Geschlechtsreife tritt etwa mit dem 500. Gliede ein und Proglottiden von 3,16 mm Länge und 5,84 mm Breite zeigten noch keine Spur von Geschlechtsorganen; die Geschlechtsöffnungen stehen stets hinter der Mitte des Proglottidenrandes. Nach außen vom Längsgefäß verläuft ein Hauptnerv, der rundlich im Querschnitt erscheint und vom Gefäß durch einen Raum getrennt ist, der  $\frac{1}{6}$  des Querdurchmessers entspricht. Der Scolex ist knopfförmig gegen den Anfang der Proglottidenkette verdickt, und die Saugnäpfe haben ein großes, kreisförmiges Lumen. Die weiblichen Geschlechtsorgane liegen im 4. und 5. Fünftel des Längsdurchmessers der Glieder; die Dotterstöcke bilden 2 Halbkugeln, die Vagina hat im Innern keine Borsten; das Vas deferens bildet einen schmalen Strang; die ovalen Eier sind 0,042 mm lang und 0,034 mm breit; der Uterus besteht aus einem mittleren Längsstamm, von dem nach links und rechts am Ende dichotomisch verzweigte Queräste ausgehen, die so weit voneinander getrennt sind, daß man sie bei



Quetschpräparaten mit bloßem Auge deutlich als gesonderte Aeste erkennen kann; jederseits stehen 20—30 solcher Aeste, und der Hauptstamm ist 5—7 mal länger als dieselben.

**Taenia (Moniezia) amphibia** n. sp.

Fig. 23 u. 24.

3853. Aus Hippopotamus amphibius, Dünndarm. Dofera am Nyassa-See; 16. V. 97.

In dem ganzen, sehr reichen Material findet sich kein einziger Scolex; die innere Organisation aber macht es zweifellos, daß die Art zum Subgenus *Moniezia* gehört, da sie in allen wesentlichen Punkten vollkommen der gleicht, welche STILES und HASSALL<sup>1)</sup> bei *Taenia (Moniezia) planissima* ST. und H. und ZCHOKKE<sup>2)</sup> bei *Taenia (Moniezia) expansa* RUD. beschrieben, die auch in pflanzenfressenden Säugetieren leben. Die Länge beträgt bis 410 mm, die Breite vorn 0,21, hinten 8 mm; die geschlechtsreifen Glieder sind 5,13 mm breit und 0,03 mm lang; alle sind viel breiter als lang. Die Geschlechtsöffnungen stehen doppelseitig am vorderen Drittel des Gliedrandes. Die Cuticula ist 0,0023 mm breit; unter derselben liegt eine dünne Schicht Ring- und Längsmuskeln; als Parenchymmuskeln findet man transversale, welche die Rinden- von der Marksubstanz trennen, nach außen von diesen longitudinale, die stark entwickelt sind und in Bündeln zusammenliegen, im Innern dorsoventrale. Jederseits liegen 2 Gefäße, ein größeres, äußeres und ventrales und ein kleineres, inneres, dorsales. Der Hauptlängsnerv ist vom größeren Gefäß nur durch eine dünne Schicht getrennt. Die subcutane Zellschicht ist 0,010 mm breit; sehr auffallend sind die Kalkkörperchen, die 0,042 mm groß, kugelförmig und nicht konzentrisch, sondern radiär geschichtet sind; sie sind stark lichtbrechend und färben sich nicht.

Der cylindrische Cirrusbeutel (Fig. 23 c) ist 0,26 mm lang und 0,086 mm breit, der 0,010 mm breite Cirrus ist unbedornt und an einigen Gliedern 0,052 mm weit vorgestreckt; das Vas deferens (Fig. 23 vd) liegt in vielen Schlingen aufgerollt. Die Hoden (Fig. 23 h) sind ungemein zahlreich und in der ganzen Marksubstanz da verteilt, wo keine weiblichen Organe liegen, von einem

1) Bulletin No. 4, U. S. Departm. agricult., Bureau of animal industry, Washington 1893, p. 15—22, pl. I, II, fig. 1—6, pl. III.

2) Recherches sur la structure des Cestodes, Genève 1888, p. 93—114, pl. II, fig. 31—35, pl. III, fig. 36—38.

Hauptlängsgefäß zum anderen; sie sind klein und rundlich, 0,012 mm groß.

Die weiblichen Organe liegen beiderseits im 1. und 4. Viertel des Querdurchmessers. Die Vagina erweitert sich 0,71 mm vom Rande zu einem 0,31 mm langen und 0,11 mm breiten Receptaculum seminis (Fig. 23 *r*); die übrigen Organe sind jederseits fast zu einer Kugelform zusammengelagert; zu hinterst liegt der rundliche Dotterstock (Fig. 23 *d*), die Dotterstockszellen sind 0,0047 mm groß; vor ihm liegt die kugelförmige Schalendrüse (Fig. 23 *s*), und nach vorn, links und rechts erstrecken sich radiär die Schläuche des Keimstockes, dessen Zellen 0,0078 mm messen (Fig. 23 *k*). Die Eier zeigen eine weit abstehende, membranöse Hülle, die 0,075 mm groß ist; im Innern liegt ein sog. birnförmiger Apparat; die Onkosphäre ist 0,023 mm groß, deren Haken 0,0104 mm messen (Fig. 24).

**Taenia (Anoplocephala) spatula n. sp.**

Fig. 25—28.

F. 1792. Aus *Heterohyrax mossambica* PRRS., Dünndarm. Am Rukwa-See; 18. VI. 99.

Die Länge des im vorderen Drittel verbreiterten Körpers beträgt 35—44 mm; gleich hinter dem Scolex wächst die Breite und erreicht 9,5 mm, um hinten bis auf 5,5 mm wieder abzunehmen (Fig. 25). Der kleine Scolex ist 0,99 mm breit und 0,83 mm dick; die Saugnäpfe sind 0,43 mm groß (Fig. 28), und Haken fehlen. Die Proglottiden sind sehr kurz, durchschnittlich 0,47 mm lang, und so gleicht die Tänie äußerlich einer *Schistocephalus*-Larve aus *Gasterosteus*. Die Geschlechtsöffnungen stehen randständig und einseitig, dicht hinter der Mitte des Gliedrandes; man zählt etwa 100 Glieder. An jeder Seite verläuft ein Hauptlängsgefäß  $\frac{1}{8}$ — $\frac{1}{9}$  des Querdurchmessers vom Rande entfernt (Fig. 27 *g*); zahlreiche kleinere Gefäße durchziehen in geschlängeltem Verlaufe die Glieder nach allen Richtungen (Fig. 27 *kg*), auf einigen Querschnitten sieht man ihrer 25—30; sie geben von einer Proglottide in die andere über und erstrecken sich nach dem Rande bis über den Längsnerven hinaus; das Hauptgefäß (Fig. 26 *g*) ist klein und dickwandig und liegt der einen Körperoberfläche näher. Nach außen von ihm verlaufen jederseits 3 Längsnerven (Fig. 26 *n*). Unter der Cuticula liegen Ring- und Längsmuskeln, darunter folgen 2 Längsmuskellagen, dann Transversal- und endlich

Dorsoventralmuskeln. Schon 10 mm vom Kopfende sieht man hervorragende Cirren; sie sind cylindrisch, 0,044 mm breit und treten 0,79 mm weit vor; im Lumen tragen sie Borsten; der Cirrusbeutel nimmt  $\frac{1}{4}$  des Querdurchmessers ein (Fig. 27 c); die zahlreichen kleinen Hoden reichen links und rechts bis an die Gefäße und sind 0,052–0,078 mm groß (Fig. 27 h). Die Vagina führt in ein sehr langes Receptaculum seminis, das  $\frac{1}{3}$  des Querdurchmessers einnimmt (Fig. 27 r); der Keimstock nimmt mit seinen beiden Flügeln das mittlere Drittel des letzteren ein (Fig. 27 k); seine Zellen sind 0,078–0,104 mm groß; der kleine Dotterstock liegt dahinter (Fig. 27 d) und hat Zellen von 0,052 mm Größe. Eier waren noch nicht entwickelt.

In Hyrax-Arten sind nicht weniger als 5 Tänien-Arten gefunden:

1) *Taenia* (*Arhynchotaenia*) *critica* PAGENSTECHER<sup>1)</sup> ist 40 mm lang und 4 mm breit; die Saugnäpfe nehmen  $\frac{2}{3}$  des Scolex ein, die Glieder sind viel kürzer als breit, man zählt 100–150, die einseitigen Geschlechtsöffnungen stehen in der Mitte des Gliedrandes; lebt in Cysten der Leber und in der Gallenblase und ragt mit dem Hinterende in den Darm hinein.

2) *Taenia* (*Arhynchotaenia*) *Ragazzii* SETTI<sup>2)</sup>. Länge 250 mm, Breite 5 mm; der unbewaffnete, fünfeckige Scolex ist nicht verdickt dem folgenden Körper gegenüber; es sind 400–500 Glieder vorhanden, die kürzer als breit sind; die Geschlechtsöffnungen stehen einseitig; im Darne.

3) *Taenia* (*Anoplocephala*) *Pagenstecheri* SETTI<sup>3)</sup>. Länge 40–70 mm, Breite 3–4 mm, Scolex knopfförmig verdickt, 70–80 Glieder, Geschlechtsöffnungen einseitig, am Hinterende der Proglottidenränder, Eier in Kapseln; im Darne.

4) *Taenia* (*Anoplocephala*) *hyracis* RUD. var. *hepatica* NAS-SONOW<sup>4)</sup>. Länge 170 mm, Breite 5 mm, 185–200 Glieder, die kürzer als breit sind, Scolex birnförmig verdickt; in den Gallengängen.

1) Zeitschr. für wissensch. Zoolog., Bd. XXX, 1877, S. 171; SETTI, Atti Soc. Ligust. Sc. natur., Vol. II, Genova 1891, p. 6–9, tav. IX, fig. 1–4.

2) *ibid.*, p. 9–11, tav. IX, fig. 5 u. 6.

3) Atti soc. Ligust. Sc. natur. e geogr., Anno VIII, Genova 1897, p. 28–32, tav. IX, fig. 22–26.

4) Endoparasiten aus *Hyrax syriacus*, Warschau 1897, S. 201–211, Taf. II, Fig. 1–3.

Alle diese Arten sind unbewaffnet, bewaffnet aber ist

5) *Taenia Paronai* MONIEZ<sup>1)</sup>. Länge 63 mm, Breite 9 mm, Glieder viel kürzer als breit; am Scolex ein Rostellum mit Haken.

***Taenia (Drepanidotaenia) parvirostellata* n. sp.**

Fig. 29—31.

F. 1593. Aus *Eurytomus afer* GMEL., Darm. Langenburg am Nyassa-See; 18. III. 98.

Der Körper ist dünn und langgestreckt; die Länge beträgt 50 mm, die Breite dicht hinter dem Scolex 0,088, ganz hinten 0,84 mm; ganz vorn sind die Proglottiden 0,018 mm lang, die letzten 0,19 mm, alle sind viel breiter als lang; die Hinterränder überragen die Vorderränder der folgenden weit, so daß die Konturen sägeförmig sind. Der Scolex ist 0,24 mm breit, und die Saugnäpfe messen 0,065 mm, im Scheitel steht ein kleines Rostellum mit 8 Haken (Fig. 29), die eine schlanke Form haben und 0,013 mm lang sind (Fig. 30). Der Querschnitt der Glieder ist eirund; jederseits verläuft ein größeres, 0,044 mm breites und ein kleineres, 0,014 mm breites Gefäß; die Geschlechtsöffnungen stehen einseitig im vorderen Viertel des Gliedrandes. Am Hinterrande der Proglottide liegt der fast kugelförmige Dotterstock, davor links und rechts die beiden länglich-runden Keimstockflügel; in jeder Proglottide liegen 3 große Hoden, die ungefähr ebenso groß sind wie die beiden Keimstockhälften; das Receptalum seminis, in das die Vagina mündet, und der Cirrusbeutel liegen nebeneinander; beide sind sehr groß und ragen weit in die Körperhälfte hinein, welche den Geschlechtsöffnungen entgegengesetzt ist. Die 0,052 mm großen Eier haben eine von der Onkosphäre weit abstehende membranöse Hülle; erstere ist 0,023 mm lang und 0,013 mm breit (Fig. 31).

***Taenia Leptoptili* n. sp. inquir.**

F. 1807. Aus *Leptoptilus comenifer* LESS., Darm. Am Rukwa-See.

Ein Exemplar einer scolexlosen, 140 mm langen, vorn 0,12 mm, hinten 1 mm breiten Tänie; die Glieder sind kurz, die letzten sind 0,079 mm lang.

---

1) PARONA, Annal. Mus. civic. Stor. natur. Genova, 2. ser., Vol. II, 1885, p. 431—433, tav. VI, fig. 13; tav. VII, fig. 10—12.



**Taenia (Anoplocephala) Pagenstecheri** SETTI.

F. 1796. Aus *Heterohyrax mossambica* PTRS., Dünndarm. Am Rukwa-See; 18. VI. 99.

**Taenia (Anoplocephala) perfoliata** GOEZE.

F. 1793. F. 1794. Aus *Equus Crawshayi* POCK, Colon, Crassum, Regio colialis. Am Rukwa-See; 25. VI. 99.

Identisch mit *Taenia Zebrae* RUDOLPHI, welcher Name aber, da er nur ein provisorischer ist, nicht an die Stelle von *Taenia perfoliata* zu setzen ist.

**Taenia Linstowi** PARONA.

F. 1795. Aus *Numida Rikwae* RCHW. Am Rukwa-See; 26. V. 99.

**Cysticercus Clariae** n. sp.

Fig. 32—34.

F. 1596. F. 1710. Aus *Clarias* spec.?. Wiedhafen am Nyassa-See; 3. III. 99.

Merkwürdige gestielte Cysten an der Außenwand des Darmes eines Welses (Fig. 32); die Cysten sind mit dem Stiele 2,23 mm lang, die Cysten selber sind bis 0,81 mm groß; in ihnen liegt ein birnförmiger *Cysticercus* (Fig. 33); der Scolex hat 4 Saugnäpfe und kein Rostellum; in der Scheitelgegend bemerkt man einen vierstrahligen, verästelten Spalt (Fig. 34).

**Duthiersia fimbriata** DIES.

3851. 3852. F. 1713. Aus *Varanus albigularis* DAUD., Darm, und *Varanus* spec? Langenburg am Nyassa-See; 4. I. 98; III. 98.

**Pentastomen.****Porocephalus gracilis** DIES.

F. 1711. F. 1719. F. 1720. Aus *Pelotrophus microlepis* GÜNTH., *Bagrus* spec.? und *Muraena* spec.?, periösophageales Gewebe, Darmwand, Mesenterium. Langenburg am Nyassa-See, Kivira-Fluß; 22. II. 99.

**Porocephalus** spec.?

F. 1812. Aus *Clarias* spec.?, Leibeshöhle. Rukwa-See; 26. VI. 99.

## Erklärung der Abbildungen.

---

*c* Cirrusbeutel, *r* Receptaculum seminis, *vd* Vas deferens, *h* Hoden, *k* Keimstock, *d* Dotterstock, *s* Schalendrüse, *g* Gefäß, *kg* kleines Gefäß.

### Tafel XIII und XIV.

Fig. 1 u. 2. *Strongylus brachylaimus*. Fig. 1 Kopfende; Fig. 2 männliches Schwanzende.

Fig. 3. *Filaria bicoronata*, Kopfende.

Fig. 4 u. 5. *Filaria acetabulata*. Fig. 4 Kopfende; Fig. 5 männliches Schwanzende.

Fig. 6. *Spiroptera Nyctinomi*.

Fig. 7. *Heterakis recurvata*, männliches Schwanzende.

Fig. 8 u. 9. *Heterakis cristata*. Fig. 8 Kopfende; Fig. 9 männliches Schwanzende.

Fig. 10 u. 11. *Dispharagus invaginatus*. Fig. 10 Nackenpapille; Fig. 11 weibliches Schwanzende.

Fig. 12 u. 13. *Oxyuris tenicauda*. Fig. 12 Mundöffnung; Fig. 13 Ei.

Fig. 14. *Oxysoma acuticauda*, männliches Schwanzende.

Fig. 15. *Oxysoma tricirratum*, männliches Schwanzende.

Fig. 16—19. Cuticularbildung von: Fig. 16 *Chordodes capillatus*; Fig. 17 *Ch. tuberculatus*; Fig. 18 *Ch. digitatus*; Fig. 19 *Ch. echinatus*.

Fig. 20—22. *Echinorhynchus taeniatus*. Fig. 20 Tier in natürlicher Größe; Fig. 21 Haken; Fig. 22 Ei.

Fig. 23 u. 24. *Taenia (Moniezia) amphibia*. Fig. 23 Flächenschnitt einer Proglottide; Fig. 24 Ei.

Fig. 25—28. *Taenia (Anoplocephala) spatula*. Fig. 25 Tier in natürlicher Größe; Fig. 26 Randteil eines Querschnittes; Fig. 27 Flächenschnitt einer Proglottide; Fig. 28 Scolex von der Scheitelfläche.

Fig. 29—31. *Taenia (Drepanidotaenia) parvirostellata*. Fig. 29 Scolex; Fig. 30 Haken; Fig. 31 Ei.

Fig. 32—34. *Cysticercus Clariae*. Fig. 32 Darm von Clarias mit den gestielten Cysten; Fig. 33 eine Cyste mit Stiel, vergrößert; Fig. 34 Scolex von der Scheitelfläche.

Fig. A—E. *Spinifer Fülleborni*. A das ganze Tier; B Kopfende; C Schwanzende; D Stachel; E Querschnitt durch die Oesophagusgegend. *c* Cuticula, *m* Muskeln, *ö* Oesophagus, hintere Hälfte, *f* Fettkügelchen, *d* Dorsal-, *v* Ventral-, *vl* Ventrolateralwulst.

---

# Beiträge zur mineralogischen Kenntniss der Kalkausscheidungen im Tierreich.

Von

Agnes Kelly.

Mit Taf. XV und 2 Figuren im Text.

## Einleitung.

Die vorliegende Arbeit wurde in der Absicht unternommen, zu prüfen, aus welchen Mineralsubstanzen und Mineralformen tierische Schalen bestehen, und daraus Schlüsse zu ziehen auf den Krystallisationsvorgang, somit auf die Physiologie der Schalenbildung. Es wurde angenommen, daß, ähnlich wie der Petrograph durch die Untersuchung von Gesteinsschliffen zu Folgerungen über die Verhältnisse bei der Gesteinsbildung gelangt, durch das Studium von Schalenschliffen einiges Licht auf die Schalenbildung geworfen werden könnte. Bei Schalen wird die Sache sehr vereinfacht durch die Thatsache, daß sie aus fast reinem Calciumkarbonat, allerdings mit einer Beimengung von ungefähr 3 Proz. organischer Substanz, aber nur mit Spuren anderer mineralischer Stoffe bestehen.

Natürlich war bei einer solchen Untersuchung durchaus notwendig, zunächst Kenntniss über die beim Calciumkarbonat möglichen krystallisierten Modifikationen und deren Verbreitung in den mannigfaltigen tierischen Ausscheidungen zu erlangen, und Nachforschungen hinsichtlich dieser beiden Fragen bilden den Gegenstand vorliegender Arbeit. Die Bedingungen bei der Entstehung der verschiedenen Modifikationen des Calciumkarbonats und die Gesetzmäßigkeiten ihrer Verbreitung sind zu wenig bekannt, um daraus zur Zeit befriedigende Schlüsse auf die Physiologie der Schalenbildung ziehen zu können.

Beim Calciumkarbonat kommen in Betracht:

1) Calcit. Kann krystallisieren bei gewöhnlichen Temperaturen sowohl, als bei Temperaturen bis jedenfalls 100° C; be-

deutend schwerer löslich als Aragonit, beim Erhitzen bis über  $400^{\circ}$  C beginnt  $\text{CO}_2$  zu entweichen; sonst findet keine Veränderung statt. Spezifisches Gewicht 2,715, Härte 3.

System rhomboëdrisch, Spaltbarkeit nach den Rhomboëderflächen R.; Zwillingslamellierung nach  $-\frac{1}{2}$  R.; optischer Charakter einachsig negativ;  $\varepsilon_D = 1,4863$ ;  $\omega_D = 1,6585$ ;  $\omega - \varepsilon = 0,1722$ .

2) Aragonit. Ausrystallisieren aus Lösungen bei gewöhnlicher Temperatur ist bis jetzt nicht einwandfrei nachgewiesen. Leichter löslich als Calcit (FOOTE 1900). Wandelt sich bei ca.  $405^{\circ}$  in Calcit um. Spezifisches Gewicht 2,945, Härte 4.

System orthorhombisch; Spaltbarkeit unvollkommen; optischer Charakter zweiachsig negativ; Achsenwinkel  $31^{\circ}$ ;  $\alpha_D = 1,5331$ ;  $\beta_D = 1,6816$ ;  $\gamma_D = 1,6859$ ;  $\gamma - \alpha = 0,156$ .

3) Ktypeit. Krystallisiert aus heißen Quellen, wird beim Erhitzen in Calcit umgewandelt. Spezifisches Gewicht 2,58–2,70. Optischer Charakter einachsig positiv. Doppelbrechung niedrig, 0,020 (LACROIX 1898).

4) Conchit. Eine neue Form des  $\text{CaCO}_3$ , bildet meistens den mineralischen Bestandteil der Schalen, daher der Name ( $\alpha\gamma\chi\eta$  = Schale) (KELLY 1900). Eine Beschreibung seiner Eigenschaften bildet einen der Abschnitte dieser Abhandlung. In Kürze sollen sie nachstehend aufgezählt werden: Krystallisiert aus Lösungen bei  $30^{\circ}$ – $100^{\circ}$  C, wahrscheinlich leichter löslich als Calcit, wandelt sich bei ca.  $305^{\circ}$  C in Calcit um. Spezifisches Gewicht 2,87. Bedeutend härter als Calcit, Spaltbarkeit unsicher, optischer Charakter einachsig negativ;  $\varepsilon_D = 1,523$ ,  $\omega_D = 1,662$ ,  $\omega - \varepsilon = 0,139$ .

5) Amorphes Calciumkarbonat. Die Verhältnisse, unter welchen dasselbe im Tierreiche gelegentlich vorkommt, ermöglichen das Studium seiner Eigenschaften. Die Beschreibung der letzteren ist in einem der folgenden Abschnitte enthalten. Nachstehend eine Aufzählung derselben: Ausgefällt bei gewöhnlicher Temperatur aus Lösungen von Calciumsalzen durch Carbonate, wird nachträglich krystallinisch. In trockenem Zustande wird es bei  $160^{\circ}$ – $170^{\circ}$  C krystallinisch. Spezifisches Gewicht niedrig, wahrscheinlich ca. 2,1. Brechungsindex für D 1,538 oder niedriger.



### Geschichtliches.

Die mineralogische Zusammensetzung der Schalen wurde durch Zoologen und Mineralogen in der ersten und zu Anfang der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wiederholt zum Gegenstand von Untersuchungen gewählt.

BOURNON (1808) erörterte in seinem „*Traité complet de la chaux carbonatée et de l'aragonite*“ ziemlich ausführlich die mineralogische Struktur der Schalen. Er beabsichtigte zu zeigen, daß Schalen einfach krystallinisches  $\text{CaCO}_3$  wären, durchaus analog dem unorganischen  $\text{CaCO}_3$ . Sie enthalten allerdings etwas organische Substanz, bestehen aber der Hauptsache nach aus einer ziemlich reinen Varietät von  $\text{CaCO}_3$ . Beim Zerschlagen der Schale von *Strombus gigas* erhielt er Bruchstücke, an denen er die Winkel des Kalkspat-Rhomboëders zu finden glaubte. Er ermittelte das spezifische Gewicht der Schalen von 9 Species und erhielt als mittleren Wert 2,7791, die Grenzwerte betrugen ungefähr 2,7 und 2,8. Die Härte fand er auch beträchtlich größer als beim Kalkspat, aber er nimmt an, daß die Struktur die höheren Werte von Härte und spezifischem Gewicht erklärlich macht. In der Prismenschicht von *Pinna* beschreibt er Winkel von  $120^\circ$  in Querschliffen der Prismen.

HESSEL (1826) fand, daß fossile Echinodermenstacheln aus Kalkspat beständen und daß die morphologische Achse der Stacheln parallel zur Hauptachse des Krystalls liege.

VON BUCH (1828) gab an, daß sowohl recente als fossile Austern die Spaltbarkeit des Kalkspates zeigten.

DE LA BÈCHE (1834) veröffentlichte in seinen „*Researches on Theoretical Geology*“ 27 Bestimmungen des spezifischen Gewichtes verschiedener Schalen; davon waren nur 6 unter 2,71, welchen Wert er für Kalkspat angiebt, während 16 ein spezifisches Gewicht über 2,80 besaßen.

NECKER (1839) stellte fest, daß Mollusken- und Rankenfüßlerschalen Kalkspat ritzen, woraus er folgerte, daß sie nicht aus Kalkspat, sondern aus Aragonit beständen. Allein die Richtung, in welcher die Ritzung stattfindet, ist nicht angegeben, somit haben jene Angaben geringeren Wert.

LEYDOLT (1856) machte eine Reihe von Beobachtungen im konvergenten polarisierten Lichte und fand, daß die Stacheln von

*Cidaris* optisch einachsigt sind, auch *Ostrea* und viele Muschelschalen, ebenso *Ammoniten*. Dagegen war *Meleagrina margaritifera* zweiachsigt. Ferner stellte er Versuche mittelst Aetzfiguren an und erhielt an den Prismen von *Pinna* Dreiecke, welche deren Calcitcharakter beweisen; an Perlmutter-schichten erhielt er Sechsecke, welche ihm auf Aragonit zu deuten schienen. Er kam zu dem Schlusse, daß alle Skelettstrukturen im Tierreiche krystallinisch wären, und zwar entweder Calcit oder Aragonit. Einige Ausscheidungen wären nur Calcit, z. B. *Cidaris* und einige Muscheln, einige nur Aragonit, z. B. *Meleagrina*, andere Calcit neben Aragonit, z. B. *Pinna*. Ferner giebt er an, daß die Oberfläche der Muschelschalen senkrecht zur Hauptachse sei.

G. ROSE (1858) ging etwas über LEYDOLT's Untersuchungen hinaus, indem er sowohl Härte und specifisches Gewicht, als auch die Form der Nadeln in Betracht zog. Bei der Vergleichung der Härte einer Schale mit Kalkspat legt er dar, daß die Richtung, in der man am Kalkspatkrystall ritzt, angegeben werden muß. Die Ergebnisse aller seiner Beobachtungen führen ihn zu dem Schlusse, daß *Pinna*, *Mytilus*, *Unio* und *Anodon* aus Calcit und Aragonit bestehen, *Ostrea*, *Pecten* und *Spondylus* nur aus Calcit, *Strombus*, *Paludina* und wahrscheinlich alle Schnecken, ferner *Pectunculus* und *Arca* nur aus Aragonit bestehen.

SORBY (1879) ging von der Ueberlegung aus, daß das specifische Gewicht die besten Anhaltspunkte für die mineralogische Struktur der tierischen Schalen gäbe. Er bestimmte in sehr zahlreichen Fällen das specifische Gewicht, und darauf und auf die Härte gründete er seine Ansichten über die Verbreitung von Calcit und Aragonit. Er stellte keine größere Reihe optischer Beobachtungen an, weil er annahm, daß die Krystallstruktur der Schalen selten einheitlich genug sei, um eine Interferenzfigur zu geben. In der Perlmutter-schicht beobachtete er ein zweiachsiges Achsenbild und schloß daraus, daß sie Aragonit sei.

Das Vorkommen von Calcit und Aragonit folgt nachstehend in aller Kürze nach seinen Angaben:

- Foraminifera, Calcit, daneben kann etwas Aragonit sein.
- Alcyonaria, Calcit, wahrscheinlich mit etwas Aragonit.
- Madreporaria, Aragonit.
- Echinodermata, Calcit.
- Polyzoa, Calcit und Aragonit.
- Annelida, wahrscheinlich Calcit.

Crustacea, wahrscheinlich Calcit, Cirripedia aber wahrscheinlich Calcit und Aragonit.

Brachiopoda, Calcit.

Cephalopoda, Aragonit.

Gastropoda, meist Aragonit, Patella ist Calcit.

Lamellibranchiata, meist Aragonit, Ostrea und Pecten

Calcit, Pinna, Mytilus und Spondylus Calcit und Aragonit.

SORBY zeigt ferner, daß die Schalen, deren Substanz er für Calcit hält, viel stabiler sind als diejenigen, in denen er Aragonit annimmt. Die ersteren zeigen in den ältesten Formationen ihre ursprüngliche Struktur erhalten, während die letzteren, ausgenommen in den jüngsten Lagerstätten, entweder als Steinkern oder gänzlich verändert gefunden werden.

VON GÜMBEL (1884) und CORNISH und KENDALL (1888) zeigten, daß es unmöglich sei, zweierlei Klassen von Schalen nach ihrer Lösungsgeschwindigkeit zu unterscheiden; bei Gelegenheit von Versuchen mit Calcit, Aragonit und tierischen Schalen fanden sie, daß die Beschaffenheit der Aggregate stets den größten Einfluß haben müßte. CORNISH und KENDALL (1883) wandten ihr Augenmerk auf die in den Coralline Crag enthaltenen Fossilien, teils Schalen, teils Steinkerne. Die als Schalen erhaltenen Vorkommnisse stimmen, der Hauptsache nach, mit den Schalen überein, welche SORBY für Calcit hält, die Steinkerne hingegen mit den für Aragonit angesehenen.

Der specielle Fall von Kalkschwammnadelchen ist sehr gründlich bearbeitet worden. SOLLAS (1885) leitete aus dem spezifischen Gewicht 2,62 und den Brechungsindices, welche er folgendermaßen bestimmte:  $\epsilon = 1,485$  und  $\omega = 1,650$ , die Anschauung ab, daß die Nadelchen Kalkspat sein mußten. 1886 zeigte er ferner, daß in einer Lösung von doppelkohlensaurem Kalk parallele Fortwachsung stattfand. VON EBNER (1887) erhielt exaktere Werte für die Brechungsindices der Schwammnadelchen, und mittelst Aetzfiguren zeigte er, daß jedes Nadelchen ein Calcit-individuum sei. Er beobachtete auch, daß das Achsenbild negativ und einachsigt sei. BIDDER (1898) machte eine Reihe von Beobachtungen über die Achsenbilder von Schwammnadelchen und fand dabei stets Uebereinstimmung mit Kalkspat.

Von Echinodermen erhielt v. EBNER (1887) in Skelettpräparaten aus allen Klassen Achsenbilder und an den Stacheln von Ophiothrix fragilis Aetzfiguren, welche dem Calcit entsprachen.



H. A. MEIRS giebt in einer durch WOODWARD (1892) herausgegebenen Schrift einen Bericht über die Prüfung von Nadeln, welche den Callus von *Velates conoideus*, einer fossilen Neritide, bilden. Das specifische Gewicht war höher als bei Calcit. Die mikroskopische Untersuchung zeigte, daß einige Teilchen unzweifelhaft Calcit waren, sowohl hinsichtlich der Zwillingslamellierung, als auch im optischen Charakter, aber ein Teil des Pulvers schien ihm mehr Aragonit zu sein, kleine zerknickte Fäserchen mit gerader Auslöschung, ohne Spaltbarkeit und mit der Doppelbrechung des Aragonits.

### Gang der Untersuchung.

Um neues Licht in die Frage nach dem mineralogischen Charakter tierischer Schalen zu bringen, gab es nur einen Weg, die Anwendung neuer Methoden; davon kamen besonders die optischen in Betracht, die sich seit der Zeit der meisten früheren Untersuchungen sehr vervollkommen haben. Zuerst wurde eine einfache Prüfung unter dem Polarisationsmikroskop vorgenommen, und diese bestätigte das schon von LEYDOLT und SORBY festgestellte allgemeine Resultat hinsichtlich der Anordnung der Krystalle in tierischen Schalen, nämlich daß die Hauptachsen der Krystalle fast immer mehr oder weniger parallel zu einander und senkrecht zu der Oberfläche der Ausscheidung stehen. In *Globigerina*- und anderen Foraminiferenschalen hatten SORBY und v. EBNER konstatiert, daß jede Kammer sich wie ein Sphärolith verhielt und im parallelen polarisierten Lichte das charakteristische schwarze Kreuz und Farbenringe gäbe. Daher müssen die Längsachsen aller Krystallindividuen einer jeden Kammer normal zur Oberfläche stehen, wie in einem Sphärolith. Ich konnte ähnliche schwarze Kreuze auch in folgenden kompletten Schalen sehen, nämlich in *Foraminifera perforata*, in *Cypris*, in den Glochidien von *Anodonta*, in Embryonen von *Ianthina communis* und in verschiedenen transparenten Lamellibranchiaten- und Gastropodenschalen. Isolierte Bruchstücke der oben genannten Schalen gaben im konvergenten polarisierten Lichte ein Achsenbild in der Mitte des Gesichtsfeldes, ein weiterer Beweis dafür, daß die Hauptachsen der Krystalle normal zur Oberfläche gerichtet sind. Dies führte zu der Idee, daß Tangentialschliffe von Schalen, insbesondere von Weichtierschalen, auch Interferenzbilder



im konvergenten, polarisierten Lichte geben würden, und daß durch das Studium derselben mit Sicherheit festgestellt werden könnte, ob die Schalen Calcit oder Aragonit oder vielleicht auch Ktypeit sind. So viele Tangentialschliffe von Schalen, die Vertretern aller Tierklassen entnommen waren, auch geprüft wurden, so ergaben sich nur in verhältnismäßig wenig Fällen Schwierigkeiten, wenn es galt, Interferenzfiguren zu erhalten; z. B. war bei einigen Weichtieren der Parallelismus der Nadelchen nur annähernd, bei einigen Krustentieren fand sich überhaupt sehr wenig Calciumkarbonat, und bei einigen Korallen waren die Nadelchen sehr klein, dabei die Sekretionsoberfläche sehr unregelmäßig; aber auch in diesen Fällen gelangte ich schließlich zum Ziele, und fast bei allen beobachteten Arten sah ich zuletzt an irgendwelchen Stellen Interferenzfiguren. Keine dieser Interferenzfiguren schien zu Aragonit zu passen und einen optischen Winkel von  $31^{\circ}$  zu haben. Alle waren negativ und die meisten einachsig; eine ziemliche Anzahl von Präparaten aus der Innenschicht von Muschelschalen war jedoch schwach zweiachsig mit einem Achsenwinkel selten über  $10^{\circ}$ ; dieser hatte jedoch keinerlei konstanten Wert. Uebrigens ist das eine nicht ungewöhnliche Erscheinung bei einachsigen Mineralien. Wo eine Lamellarstruktur vorkommt, z. B. in der Perlmutterschicht von Pinna und Anodonta, konnte eine einachsige Interferenzfigur immerhin auf Aragonit hindeuten, wenn man annimmt, daß die Achsenebene in einer Hälfte der Lamellen senkrecht zur Achsenebene der anderen Hälfte steht, wobei die erste Medianebene normal zur Oberfläche liegt. Bekanntlich kann einachsiger Glimmer künstlich hervorgebracht werden durch Aufeinanderlegen zweier Systeme gleich dicker Lamellen zweiachsigen Glimmers, wenn die Achsenebenen in den zwei Systemen rechtwinklig zu einander gestellt werden. Nun gab aber ein einziges Prisma aus der äußersten Schichte von Pandorina inaequalis, welche aus dünnen parallelen Prismen bestand, ein einachsiges Achsenbild, welches nicht auf Aragonit bezogen werden konnte.

Demgemäß schien zuerst die einzige Alternative übrig zu bleiben, daß alle Kalksekretionen im Tierreiche Calcit und zwar ausschließlich Calcit sein möchten. Dagegen sprach jedoch die Thatsache des hohen specifischen Gewichtes fast aller Weichtierschalen. Unter 27 Arten fand DE LA BÈCHE nur 6 leichter als Calcit, von den übrigen waren viele sehr erheblich schwerer. Bei meinen eigenen Bestimmungen an recenten Schalen waren von

38 Muschelschalen nur 6 so leicht oder leichter als Calcit, von 25 Schneckenschalen waren 2 leichter als Calcit, die meisten waren sehr erheblich schwerer. Daß das hohe spezifische Gewicht nicht etwa auf eine Beimischung einer von Calciumkarbonat verschiedenen chemischen Verbindung zurückzuführen ist, ergibt sich aus folgenden Betrachtungen:

1) Analysen: *Cardium edule* erwies sich als so gut wie reines Calciumkarbonat mit einer kleinen Beimischung organischer Substanz. Das Mittel aus 2 quantitativen Analysen ergab:

$$\text{CO}_2 = 42,45 \text{ Proz.}$$

$$\text{CaO} = 54,63 \text{ „}$$

---


$$97,08 \text{ Proz.}$$

Der Prozentgehalt an CaO wurde bestimmt durch Lösung der Schale in Säure, Fällung mittelst Ammoniumoxalat bei Gegenwart von Ammoniumchlorid und Ammoniak, Auswaschen des so erhaltenen Calciumoxalats und Glühen zu 54,64, während der Prozentgehalt an Asche, durch einfaches Glühen der Schale bestimmt, = 54,62 gefunden wurde. Demnach kann die Schale als einzigen nicht flüchtigen Bestandteil nur CaO haben. An flüchtigen Substanzen mit höherem spezifischen Gewicht als 2,72 giebt es nur organische Halogenverbindungen, und durch kein Verfahren konnte etwas anderes erreicht werden als der sehr zweifelhafte Nachweis minimaler Spuren eines vorhandenen Chlorids.

2) Verhalten beim Erhitzen. Durch mehrstündiges Erhitzen auf 305° und darüber sinken die spezifischen Gewichte von *Cardium*- und *Strombus*-Schalen von 2,803 bzw. 2,792 auf etwas weniger als 2,715 herab.

Die nächste Beobachtungsreihe bestand in Messungen der Brechungsindices. Da die optische Achse meistens genau senkrecht zur Wachstums Oberfläche steht, war es möglich, auf einer polierten Tangentialfläche die Brechung des ordentlichen und außerordentlichen Strahles durch die Methode der Totalreflexion von WOLLASTON zu messen. Bei *Strombus* wurde für den ordentlichen Strahl als Mittelwert 1,661, für den außerordentlichen Strahl 1,523 erhalten. Aehnliche Resultate wurden gewonnen für *Cyrena*, *Macra stultorum* und die Perlmutter Schichten von *Anodonta*, *Pinna* und *Nautilus*, während die Prismenschicht von *Pinna* und die Außenschicht von Straußeneierschalen Werte ergaben, die gut mit denen des Calcits übereinstimmten.

Dies führte bereits zu der Idee, daß dabei ein neues Mineral beteiligt sein könnte, aber es bestand das Gefühl, daß man mit

den an solchen Oberflächen bestimmten Werten der Brechungsindices keine einwandfreien Resultate bekommen könnte, weil die Unebenheit der Oberfläche, die Gegenwart organischer Substanz und der Mangel an absolutem Parallelismus unter den Krystallindividuen störend gewirkt haben konnten.

Deshalb wurde eine große Anzahl von Bestimmungen des ordentlichen und außerordentlichen Strahles unter dem Mikroskop mit einem Nicol mittelst THOULET'scher Lösungen vorgenommen, deren Brechungsindices bestimmt werden konnten. Die besten Werte ( $\omega = 1,661$  und  $\varepsilon = 1,524$ ) wurden erhalten für die dünnen Prismen von Pandorina, welche genau parallel zur optischen Achse sind. Durch direkte Vergleichung mit Aragonitnadeln konnte bestimmt werden, daß die Abweichung zwischen  $\varepsilon$  für das vorliegende Mineral und  $\alpha$  für Aragonit größer, sowie die Abweichung zwischen  $\omega$  für die Substanz und  $\beta$  oder  $\gamma$  für Aragonit sehr beträchtlich größer war als die Fehlergrenze bei der Bestimmung. Außerdem hatten die Prismen ein spezifisches Gewicht von 2,84, und beim Erhitzen auf  $305^{\circ}$ , nicht auf  $405^{\circ}$ , wie es bei Aragonit der Fall ist, wurden sie zu Calcit mit einem spezifischen Gewicht von 2,715.

Daraus konnte kein anderer Schluß gezogen werden, als daß wir es mit einer neuen Mineralsubstanz zu thun haben, und aus der wesentlichen Uebereinstimmung der Indices und der spezifischen Gewichte, sowohl als aller anderen Eigenschaften, wurde geschlossen, daß Strombus, Cyrena, Pandorina und fast alle übrigen Molluskenschalen aus diesem neuen Mineral bestehen. Außerdem wurde gefunden, daß die Nadelchen, welche verschiedene, früher für Aragonit gehaltene Aggregate zusammensetzen, einachsige Achsenbilder geben und in allen ihren Eigenschaften den Krystallen von Pandorina entsprechen.

Vorliegende Arbeit wurde begonnen im Zoological Department des University College London und vollendet im zoologischen und im mineralogischen Institut der Universität München. Ich bin sowohl den Herren Professoren der genannten Institute, Prof. WELDON, Prof. HERTWIG und Prof. GROTH, als den folgenden Herren, welche mir bei meiner Arbeit behilflich waren, nämlich Dr. FOWLER, Dr. TRAVERS, Dr. PORTER, Dr. WEINSCHENK, Dr. MURGOCI, Herrn W. J. POPE und schließlich für die Uebersetzung meines englisch geschriebenen Manuskriptes ins Deutsche Herrn Reallehrer DÜLL zu großem Danke verpflichtet und möchte dies hier zum Ausdruck gebracht haben.



### Conchit.

Die Eigenschaften dieses Minerals wurden zum Teil an natürlichen Vorkommnissen, zum Teil an dem in Schalen gefundenen Conchit festgestellt, je nach dem jeweils vorliegenden brauchbaren Materiale. Der größte Uebelstand bei allen Bestimmungen war die Unmöglichkeit, Conchitkrystalle von wünschenswerter Größe zu erhalten; alle Beobachtungen mußten entweder an mehr oder weniger kompakten Krystallaggregaten vorgenommen werden, deren Orientierung mehr oder weniger deutlich war, oder an sehr kleinen Nadelchen. Deshalb konnten die meisten Eigenschaften nur mit annähernder Genauigkeit ermittelt werden.

Chemische Zusammensetzung des Conchits. Eine Anzahl von Schalen, die nachgewiesenermaßen aus Conchit bestanden, wurden qualitativ und quantitativ analysiert. Im allgemeinen bestanden sie, abgesehen von den stets vorhandenen 2—6 Proz. organischer Substanz, aus sehr reinem  $\text{CaCO}_3$ . Spuren von Phosphaten oder Magnesium bildeten die häufigste Verunreinigung; in *Cardium edule* konnte ich weder Phosphate, noch Magnesium nachweisen. Kaum nachweisbare Spuren von  $\text{NaCl}$  bildeten hier die einzige Verunreinigung. Die Analyse ergab:

$$\text{CO}_2 = 42,45 \text{ Proz.}$$

$$\text{CaO} = 54,63 \text{ „}$$

---


$$97,08 \text{ Proz.}$$

Der Rest von 2,92 Proz. war organische Substanz und vielleicht auch etwas Wasser.

Bei anderen Schalen, in denen auch nur  $\text{CaCO}_3$  und organische Substanz gefunden worden waren, wurde  $\text{CaO}$  durch Glühen bestimmt und daraus das  $\text{CaCO}_3$  berechnet. *Cyrena* z. B. gab 97,2 Proz.  $\text{CaCO}_3$ , bei *Nautilus* wurde im äußeren Teile der Schale 94,75 Proz., im Septum 95,96 Proz.  $\text{CaCO}_3$  gefunden.

Von dem mineralisch vorkommenden Conchit wurde keine quantitative Analyse ausgeführt. Derselbe bestand nach qualitativer Prüfung fast ausschließlich aus  $\text{CaCO}_3$ . In Kesselsteinen fanden sich geringe Spuren von Eisen; Sprudelstein von Karlsbad war ganz frei von Eisen.

Entstehung des Conchits. Es waren noch die Bedingungen, unter denen Conchit aus Lösungen auskrystallisiert, festzustellen; wie einige gelegentliche Beobachtungen zeigten, spielt die Temperatur eine bedeutsame Rolle. Eine im Jahre 1900



gebildete Inkrustation aus Karlsbad, welche bei  $70^{\circ}$  ausgeschieden wurde, war zweifellos Conchit. Eine direkte Bestimmung der Brechungsindices ergab  $\varepsilon = 1,522$  und  $\omega = 1,661$ . In dem Wasserdestillierapparat des mineralogischen Laboratoriums in München zeigte sich die von Leitungswasser von gewöhnlicher Temperatur umgebene Kühlschlange mit Krusten bedeckt, die aus  $\text{CaCO}_3$  mit geringen Spuren von Eisen bestehen. Am oberen Ende, wo die Kühlschlange sich heiß anfühlte, fand sich ein reichlicher Krustenansatz, das untere kalte Ende war so gut wie frei von Krustenbildung. Es wurden Proben solcher Ansätze der Reihe nach von oben nach unten entnommen und untersucht. Proben vom oberen Ende erwiesen sich durch ihr hohes spezifisches Gewicht ( $= 2,85$ ), durch ihre Brechungsindices und durch ihr ganzes Aussehen als reiner Conchit. Proben von der Mitte der Kühlschlange, wo die Temperatur ziemlich niedrig gewesen sein muß, waren gleichfalls Conchit; die untersten Krustenbildungen bestehen jedoch aus einem Gemenge von Conchit und Calcit, welch letzterer durch die Spaltbarkeit und Zwillingslamellierung kenntlich war. Krusten in Münchener Wasserbädern bestanden ebenfalls aus Conchit mit etwas Calcit. Conchitnadelchen wurden nachgewiesen an der Oberfläche verdampfenden Leitungswassers bei  $35^{\circ} - 100^{\circ}$ . Aus einer konzentrierten Lösung von doppeltkohlensaurem Kalk bekam ich durch Verdunstung bei gewöhnlichen Temperaturen nur Calcit, aber schon bei  $30^{\circ}$  ein Gemisch von Calcit und Conchit, von  $30^{\circ} - 100^{\circ}$  ebenfalls Conchit und Calcit, obgleich bei  $100^{\circ}$  sehr viel Conchit und sehr wenig Calcit zu erhalten war. Daraus geht deutlich hervor, daß erhöhte Temperatur die Conchitbildung begünstigt, obgleich sie nicht immer von ausschlaggebender Bedeutung sein kann. Im Tierreiche z. B. ist der Einfluß der Temperatur nicht zu spüren, die Ausscheidungen bei gewöhnlicher Temperatur sind meistens Conchit (Korallen, Mollusken), während in den Vogeleierschalen, welche in den Eileitern bei ungefähr  $37^{\circ}$  ausgeschieden sein müssen, nur Calcit vorkommt. Obwohl ich wie VATER (1894 und 1895) bei meinen Versuchen nur Calcit bei gewöhnlicher Temperatur fand, so beweist doch das Vorkommen von Molluskenschalen aus Conchit, daß seine Entstehung bei solchen Temperaturen möglich ist.

Da die Temperaturen bei der Ausscheidung des Conchits genau dieselben sind, welche G. ROSE (1860) für Aragonit angegeben hat, scheint es mir wahrscheinlich, daß er Conchitnadelchen für Aragonit gehalten hat; er deutete nämlich ganz allgemein das Vorkommen von prismatischen oder nadelförmigen Calciumkarbonat-

Krystallen auf Aragonit, während doch Conchit gerade wie Aragonit in der Form von Prismen oder Nadeln vorkommt. Daß der Niederschlag von  $\text{CaCO}_3$  aus heißen Lösungen von  $\text{CaCl}_2$  und  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ , oder  $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$  Aragonit und nicht Conchit ist, ergibt sich aus der Löslichkeit. Aragonit fand ich sowohl bei ungefähr  $100^\circ$  wie auch bei  $168^\circ \text{C}$  (im Kessel bei 7,5 Atm. Druck) aus Leitungswasser ausgeschieden.

Die Konzentration der natürlichen Wasser, aus welchen  $\text{CaCO}_3$  ausgeschieden wurde, scheint möglicherweise Einfluß auf die entstehende Modifikation zu haben. Ich fand, daß Ablagerungen in gewöhnlichen Kesseln aus London, Rugby und Oxford, wo das Wasser verhältnismäßig wenig Calciumbikarbonat enthielt, Calcit waren, während ähnliche Ablagerungen aus dem sehr kalkhaltigen Wasser aus München wie auch die Ablagerungen aus Karlsbader Wasser Conchit waren.

Da Conchit aller Wahrscheinlichkeit nach darin dem Aragonit gleicht, daß er eine größere Löslichkeit hat und folglich weniger stabil ist als Calcit, werden wohl die Ausscheidungen aus Lösungen von Aragonit oder Conchit statt der stabileren Form Calcit weitere Beispiele für OSTWALD's (1896) Regel sein, daß beim Verlassen irgend eines Zustandes und dem Uebergange in einem stabileren nicht der unter den vorhandenen Verhältnissen stabilste aufgesucht wird, sondern der nächstliegende.

**Lösungsgeschwindigkeit.** VON GÜMBEL (1884) bestimmte den Gewichtsverlust mehrerer Varietäten des Calciumkarbonates in Wasser, durch welches 2 Monate lang ein kontinuierlicher Strom von  $\text{CO}_2$  geleitet wurde. Die Abnahme in Gewichtsprozenten war:

Bei Schalen, die nachweisbar Conchit sind, 0,41—2,75, bei Calcit in verschiedenen Aggregatzuständen 0,033—1,90, bei Aragonit in grobfaseriger Form 0,111. Er schließt daraus, daß die Löslichkeit in erster Linie abhängt von der Beschaffenheit des Aggregats und nur nebenher von der Krystallform des Calciumkarbonats. CORNISH und KENDALL stellten 1888 ähnliche Versuche mit Schalen an und gelangten zu ähnlichen Ergebnissen, nämlich daß reiner krystallinischer Calcit und Aragonit sich als feines Pulver mit annähernd der gleichen Geschwindigkeit auflösen, desgleichen Calcitschalen und Schalen, welche ich jetzt als Conchit festgestellt habe, wenn sie gleichfalls fein gepulvert sind. Dagegen, wenn *Pecten opercularis* (Calcit) und *Pectunculus glycymeris* (Conchit) in Wasser suspendiert wurden,

durch welches man  $\text{CO}_2$  leitete, verlor *Pectunculus* durch Lösung 2—3 mal so viel in Prozenten als *Pecten*, wahrscheinlich in erster Linie wegen struktureller Unterschiede.

Beim Behandeln mit schwacher Essigsäure und Beobachtungen über die Menge der abgegebenen Kohlensäure ist ein Unterschied in der Lösungsgeschwindigkeit des Calcits und Conchits auch nicht zu erkennen.

Dr. H. W. FOOTE hat freundlichst die Löslichkeit zu bestimmen versucht und teilte mir mit, daß er kein genügend reines Material habe finden können und daher keine gut übereinstimmende und zuverlässige Resultate bekommen hätte. Zwar gab der Niederschlag von reinen  $\text{CaCl}_2$  und  $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$  oder  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  übereinstimmende Resultate, aber die so erhaltenen Werte stimmten bei drei verschiedenen Temperaturen genau mit denen von Aragonit. Folglich muß der Niederschlag Aragonit sein und nicht Conchit, wie ich in meinen früheren Mitteilungen über Conchit berichtet habe.

Folgende Betrachtungen machen es aber wahrscheinlich, daß Conchit weniger stabil ist und daher eine größere Löslichkeit hat als Calcit: 1) Versuche über die künstliche Bildung von Dolomit. KLEMENT (1894) erhielt ein Gemenge von  $\text{MgCO}_3$  und  $\text{CaCO}_3$  aus  $\text{CaCO}_3$  durch folgendes Verfahren. Fein gepulvertes  $\text{CaCO}_3$  wurde mit Krystallen von  $\text{MgSO}_4$  und einer gesättigten Lösung von  $\text{NaCl}$  in einem leicht verschlossenen Kölbchen eine bestimmte Zeit lang auf konstanter Temperatur erhalten. Dann wurde das  $\text{CaCO}_3$  und  $\text{MgCO}_3$  filtriert und gewaschen und sodann der Prozentgehalt an  $\text{MgCO}_3$  bestimmt. Mit Aragonit bei einer Temperatur von  $91^\circ$  bei 48-stündiger Einwirkung wurde 34,6 Proz., von  $90^\circ$  in 68 Stunden 38 Proz.  $\text{MgCO}_3$  erhalten. Mit Kalkspat nach dem Erhitzen in einer offenen Röhre bei  $90^\circ$  und 48-stündiger Einwirkung wurde nur 1,6 Proz.  $\text{MgCO}_3$  gefunden, in einem verschlossenen Kölbchen bei  $100^\circ$  in 10 Stunden nur Spuren von  $\text{MgCO}_3$ . Ähnliche Versuche wurden mit Korallen angestellt. *Madrepora prolifera*, auf  $90^\circ$  46 Stunden lang erhitzt, gab 38,5 Proz., *Madrepora humilis* 41,4 Proz. und *Stylopora* sp.? 41,9 Proz.  $\text{MgCO}_3$ . *Madrepora* besteht, wie ich später zeigen werde, aus Conchit; also beweisen jene Versuche nicht, daß *Madrepora* aus Aragonit besteht, wie KLEMENTS annahm, da Conchit ihm eben unbekannt war, sondern daß der Conchit dem Aragonit ähnelt und sich vom Calcit unterscheidet hinsichtlich seines Verhaltens bei der Entstehung eines Gemisches



von  $\text{MgCO}_3$  und  $\text{CaCO}_3$  unter den obigen Bedingungen. Er unterscheidet sich vom Aragonit, indem er  $\text{MgCO}_3$  eben schneller bildet.

Da alle wichtigeren riffbildenden Korallen nachweisbar Conchit sind, so ist obiges von großer Wichtigkeit, indem es ein Licht auf den Prozeß der Dolomitbildung wirft.

2) Stabilität von Fossilien. Daß Conchit jedenfalls eine mittelmäßige Beständigkeit hat, kann aus der Thatsache ersehen werden, daß tertiäre Fossilien mit ganz unverändertem Conchit gefunden werden. Ein Exemplar von *Unio flabellatus* aus dem oberen Miocän von Dachau bei München zeigte die Innen- und Außenschicht ganz unverändert.

Daß aber Conchit-Fossilien im ganzen viel weniger stabil als solche von Calcit sind, geht aus den Beobachtungen von SORBY, CORNISH und KENDALL hervor. SORBY fand (1879) bei der Untersuchung einer großen Reihe von Kalken nur jene Schalen und Skelettgebilde in ihrer ursprünglichen Form erhalten, welche aus Calcit bestanden, die übrigen, welche nicht, wie er glaubte, aus Aragonit, sondern aus Conchit zusammengesetzt waren, fanden sich als Steinkern, Grus oder auf jede Weise zerstört und unkenntlich vor. CORNISH und KENDALL (1888) veröffentlichten eine Liste über Schalen und Steinkerne, welche in „Coralline Crag“ gefunden wurden. Hier finden wir, daß die meisten Muschelschalen und alle Schneckenschalen, *Scalaria* ausgenommen, als Steinkern vorkommen. Diese Arten bestehen aus Conchit, wie später gezeigt werden wird. *Polyzoa* (80 Arten), *Terebratula*, *Anomia*, *Ostrea*, *Pecten* (5 Arten), *Lima* (7 Arten), *Pinna*, *Echinus*, *Balanus* und Krebscheren kommen als gut erhaltene Schalen vor, und diese bestehen alle nachweislich aus Calcit. Nur *Serpula*, dessen recente Röhre Conchit ist, kommt auch als Schale vor.

Im Seewasser ist Conchit ebenfalls leichter löslich wie Calcit, so daß in größerer Tiefe nur Calcitschalen vorkommen. KENDALL (1896) zeigt nämlich, daß Pteropodenschalen (Conchit) nur bis zu 2743 m (1500 Faden) vorkommen, während *Globigerina* (Calcit) bis zu 5349 m (2945 Faden) reicht.

Verhalten beim Erhitzen. Conchit gleicht Aragonit darin, daß er bei höheren Temperaturen in Calcit verwandelt wird, unterscheidet sich aber von diesem dadurch, daß der Uebergang bei viel niedrigerer Temperatur stattfindet. Der Unterschied zeigt sich 1) durch Parallelversuche, indem man Aragonit



und Conchit auf die gleiche Temperatur erhitzt. Es kann sehr leicht beobachtet werden, daß a) wenn man Conchit mit Aragonit zusammen auf einem Objektträger in die Flamme eines halb zugeordneten BUNSEN-Brenners hält, der Conchit in Calcit verwandelt wird, wie man aus der Veränderung seiner optischen Eigenschaften erkennt, während der Aragonit unverändert bleibt und nicht einmal Risse bekommt; b) bei mehrstündigem Erhitzen in einem eisernen Rohr im Bleibad (Schmelzpunkt des Bleies  $325^{\circ}$  C) Conchit in Calcit übergeht, was sich aus der Veränderung des spezifischen Gewichtes und der optischen Eigenschaften erkennen läßt, während Aragonit ganz unverändert bleibt; c) durch halbstündiges Erhitzen in Quecksilberdampf (Siedepunkt  $360^{\circ}$ ) Conchit umgewandelt wird, Aragonit sich dabei aber nicht ändert.

2) Durch Bestimmungen der Umwandlungstemperaturen. Die wirksamen Temperaturen bei der Umwandlung von Aragonit und von Conchit wurden annähernd bestimmt mittelst eines Luftbades, wobei die Temperatur gemessen wurde mittelst eines Quecksilberthermometers mit 13 Atmosphären Kohlensäuredruck. Dasselbe gestattete eine Ablesung bis  $540^{\circ}$ .

Aragonit. Es war gefunden worden, daß Aragonitkrystalle zersprangen und zu Calcit wurden, wenn sie einige Zeit in mit Stopfen verschlossenen eisernen Röhren verblieben, welche in geschmolzenem Zink (Schmelzpunkt  $412^{\circ}$ ) lagen. Auch wurden sie zersprungen vorgefunden, wenn sie 7 Stunden lang einer Temperatur von  $373\text{--}380^{\circ}$  C ausgesetzt gewesen waren; aber obgleich Versuche bei verschiedenen Zwischentemperaturen angestellt wurden, so wurde doch erst bei  $405^{\circ}$  ein Uebergang von Aragonit in Calcit beobachtet, was durch den Wechsel des zweiachsigen Achsenbildes in ein einachsiges konstatiert wurde.

Conchit. Wie oben angegeben, hatte sich gezeigt, daß Conchit bei  $325^{\circ}$  C (Schmelzpunkt des Bleies) in Calcit überzugehen beginnt. Mittelst des Luftbades wurden verschiedene Temperaturen unter  $300^{\circ}$  in Anwendung gebracht, ohne daß eine Veränderung hätte beobachtet werden können. Bei Temperaturen zwischen  $300\text{--}310^{\circ}$  wurde eine Umwandlung wahrgenommen, die sich a) in einer Veränderung des optischen Verhaltens, b) in der Erniedrigung des Index  $\varepsilon$  von 1,523 auf 1,4863 und c) in dem Auftreten einer Zwillingslamellierung äußerte. An diesen drei Kennzeichen sowohl, als an der Verminderung des spezifischen Gewichtes von 2,87 auf 2,715 ist die Umwandlung beim Erhitzen in allen Fällen zu konstatieren.

Die Richtung der Hauptachse bleibt beim Erhitzen unverändert. Das kann auf verschiedene Weise erkannt werden, nämlich:

a) Beim Erhitzen von Conchitschliffen senkrecht zur optischen Achse erscheint nach wie vor ein Interferenzbild in der Mitte des Gesichtsfeldes. Dies zeigte sich deutlich, wenn Tangential-schliffe aus Perlmutter-schichten von einer ganzen Reihe Schalen, nämlich von *Nucula*, *Trigonia*, *Mytilus*, *Lithodomus*, *Anodonta*, *Donax*, *Venus*, *Pandorina*, *Turbo*, *Trochus*, *Nautilus* und *Spirula*, erhitzt wurden; das Gesamtaussehen war verändert. Das Achsenbild aber war immer in der Mitte des Gesichtsfeldes.

b) Wenn man Prismen von *Lithodomus* oder *Pandorina* erhitzt, kann man erkennen, daß das Conchitprisma ein Kalkspatprisma wird, und daß die Auslöschung stets parallel zur Hauptachse ist. Der Wert für  $\varepsilon$  hat sich dabei von 1,523 auf 1,4863 erniedrigt, und während vor dem Erhitzen weder deutliche Spaltbarkeit noch Zwillingslamellierung vorhanden waren, sah man nach dem Erhitzen Gleitflächen und Spaltungslinien, welche Winkel von ca.  $45^\circ$  mit der Längsachse der Prismen bilden, gerade wie das in Kalkspatprismen vorkommt.

Bemerkenswert in dieser Beziehung ist die Beobachtung, daß die Innenschicht eines Ammoniten von Lafatsch bei Hall in Tirol (unterer Muschelkeuper der Alpen) dieselbe Orientierung zeigte wie eine Perlmutter-schicht, obgleich jene aus Calcit bestand. Wenn wir aus der Analogie zu den Schalen von *Nautilus* und *Spirula* schließen wollen, daß jene Schicht ursprünglich Conchit war, dann haben wir auch in diesem Falle eine Umwandlung von Conchit in Kalkspat ohne Aenderung der Lage der optischen Achse.

Specifisches Gewicht. Dasselbe wurde bestimmt an kleinen Bruchstücken durch Suspension in specifisch schweren Flüssigkeiten. Die angewandten Flüssigkeiten waren Aethylen-dibromid und Bromoform oder THOULET'sche Lösung, und die specifischen Gewichte dieser Flüssigkeiten wurden bestimmt mittelst der SPENGLER'schen Röhre oder der WESTPHAL'schen Wage. Die Bruchstücke wurden in den Lösungen sorgfältig ausgekocht, um die Luft auszutreiben.

Natürlicher Conchit. Die meisten in der unorganischen Natur vorkommenden Arten des Conchits, z. B. Eisenblüte, enthielten gasförmige Einschlüsse, welche nur schwierig auszutreiben waren, oder waren porös; daher konnte bei solchen Substanzen

das specifische Gewicht nicht exakt bestimmt werden. Das am schwersten befundene Beispiel war ein Kesselstein mit kaum nennenswerten Spuren von Eisen; derselbe gab 2,865; Sprudelstein von Karlsbad und andere Krustenbildungen gaben Werte zwischen 2,830 und 2,845.

Conchit in Schalen. Das specifische Gewicht der von mir untersuchten Schalen war höchstens 2,845. Die in Betracht kommenden Schalen waren alle recent, und demnach enthielten sie noch organische Substanz und vielleicht etwas Wasser. Zur Berechnung des specifischen Gewichtes des mineralischen Anteils war die Bestimmung des specifischen Gewichtes der vorhandenen organischen Substanz nötig. Sie geschah in Gemischen von Aethylendibromid und Alkohol. Der höchste für reine organische Substanz d. h. für eine solche, welche ohne Zurücklassung von Asche verbrannte, gefundene Wert war jener für das Operculum von *Livonia pica*, einer Trochide, nämlich 1,477. In Fällen, wo die organische Substanz erst durch Entkalkung erhalten werden muß, können nur annähernd richtige Werte erhalten werden aus dem Grunde, weil das specifische Gewicht etwas verschieden ausfällt, je nachdem das Entkalkungsmittel in wässriger oder alkoholischer Lösung angewendet wird und je nachdem man zuerst trocknet oder nur entwässert.

Folgende Werte wurden gefunden: organische Substanz von Straußeneierschale 1,395, von Nautilusschale 1,35, von Astacuspantzer 1,34, von Iuluspantzer 1,36. Wo wie in den meisten Mollusken-schalen die organische Substanz nicht mehr als 2–6 Proz. beträgt, kann ein Wert von 1,35 als hinlänglich genau betrachtet werden.

Das specifische Gewicht von *Cyrena* wurde als Mittelwert mehrerer Bestimmungen = 2,831, von *Cardium* = 2,821 gefunden. Das specifische Gewicht von Conchit würde aus *Cyrena* berechnet = 2,874 sein, aus *Cardium* 2,866. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist selbst der Wert 2,874 eher unter als über dem wahren specifischen Gewicht des Conchits.

Härte. Wie schon durch NECKER (1839) festgestellt worden ist, sind die meisten Weichtierschalen härter als Kalkspat. Ich fand, daß z. B. *Strombus* (Conchit) isländischen Doppelspat in der Richtung der kurzen Diagonale der Rhomboëderfläche sehr deutlich ritzte, während die Prismen von *Pinna* (Calcit) nicht ritzten. Man kann ferner beobachten, wie sehr viel leichter Kalkspat und aus Kalkspat bestehende Schalen mit einem Messer geritzt werden als Conchit.



Optische Eigenschaften. In den optischen Eigenschaften unterscheidet sich Conchit sehr deutlich von Calcit und Ktypeit und weniger von Aragonit. Er unterscheidet sich von Aragonit dadurch, daß er, an einem einzigen Prisma von Pandorina gemessen, einachsigt (möglicherweise nur sehr nahezu einachsigt) ist, von Ktypeit dadurch, daß er negativ einachsigt ist, und vom Calcit durch seine viel geringere Doppelbrechung. Im Index  $\varepsilon$  weicht er sehr vom Calcit ab, im Index  $\omega$  vom Aragonit.

Brechungsindices. Diese wurden sehr sorgfältig und mit allen verwendbaren Methoden gemessen, weil sie das Merkmal sind, wodurch Conchit sich am unzweideutigsten von Aragonit unterscheidet. Eine Reihe von Bestimmungen für Na-Licht wurde zuerst mittelst der Methode der Totalreflexion nach WOLLASTON ausgeführt, wobei ein gewöhnlicher Spektroskopisch mit Collimator und Fernrohr, sowie ein Prisma aus Boraxglas vom Index 1,907 und dem Winkel  $45^{\circ}3'$  zur Anwendung kamen. Die Flüssigkeit zwischen dem Prisma und der zu untersuchenden Platte war Methylenjodid. Die Formel, welche die Beziehungen zwischen dem Winkel  $i$  der totalen Reflexion und dem Brechungsindex ausdrückt, heißt  $m = \sin A \sqrt{m_1^2 - \sin^2 i} \pm \sin i \cos A$ , wobei  $A$  der Winkel des Prismas ist und  $m_1 = 1,907$ . Obgleich die Methode an sich bei Ablesungen an polierten Kalkspatflächen auf  $\pm 1$  bis  $\pm 1,5$  Einheiten in der 4. Decimale stimmende Resultate ergab, so ging ihre Genauigkeit sicherlich nicht weiter als auf  $\pm 2$  Einheiten in der 3. Decimale bei den polierten Schalenoberflächen, welche zur Untersuchung benutzt wurden, und welche aus Krystallaggregaten bestanden, demnach nicht geeignet waren, eine völlig scharfe Grenze zu liefern. Weiter sind die Werte sehr vom Planparallelismus der Platte abhängig, eine Abweichung von nur  $12'$  verursacht einen Fehler von  $\pm 0,002$  in  $\varepsilon$  und  $0,001$  in  $\omega$ . Aus einer größeren Reihe von Beobachtungen an *Strombus gigas* wurden als Mittelwerte  $\varepsilon_D = 1,527$ ,  $\omega_D = 1,661$  erhalten. Die bei mehreren Bestimmungen an *Cyrena* gefundenen Indices waren  $\varepsilon_D = 1,527$  und  $\omega_D = 1,662$ . Zur Bestimmung des Brechungsindex für den außerordentlichen Strahl wurden auch an anderen Schalen einige Beobachtungen angestellt, besonders an Perlmutterschichten, aber die Resultate waren noch weniger genau, da die Präparate minder sorgfältig geschliffen waren. *Anodonta*, *Mactra* und *Nautilus* z. B. ergaben für  $\varepsilon$  1,522, *Trigonia* und *Pinna* 1,524 und *Turbo* 1,527. Herr



W. J. POPE hatte die Güte, Werte für  $\varepsilon$  mittelst eines ABBE-PULFRICH'schen Krystall-Refraktometers für mich zu messen. Er erhielt für *Strombus*  $\varepsilon_D = 1,523$ , für *Cyrena*  $\varepsilon_D = 1,526$ . Dr. MELCZER führte an einem ähnlichen Instrument eine sorgfältige Bestimmung der Indices einer sehr gut geschliffenen und polierten *Strombus*-platte aus, und bekam die Werte  $\alpha = 1,523$ ,  $\beta = 1,659$ ,  $\gamma = 1,662$ , da sie sich zweiachsig zeigte. Mit einem ähnlichen Refraktometer erhielt ich für *Strombus*  $\varepsilon = 1,522$ — $1,526$ ,  $\omega = 1,661$ , für *Cyrena*  $\varepsilon = 1,526$ , für *Anodonta*  $\omega = 1,659$ , für *Mactra*  $\omega = 1,663$ , für *Trigonia*  $\omega = 1,659$ , für *Turbo*  $\omega = 1,660$ , für *Haliotis*  $\varepsilon = 1,520$  und für *Cardium*  $\varepsilon = 1,524$ . Für eine Platte aus Karlsbad erhielt ich als Mittelwerte vieler Beobachtungen  $\varepsilon = 1,522$  und  $\omega = 1,663$ ; für eine Platte aus Siebenbürgen  $\varepsilon = 1,520$  und für eine weniger gute aus Michelsberg  $\varepsilon = 1,525$  und  $\omega = 1,661$ . Besonders durch jene Werte von  $\varepsilon$ , welche wir an Schalen bekommen, zeigt es sich, daß wir es hier nicht mit Aragonit zu thun haben. Die beiden Fehlerquellen, nämlich die Unregelmäßigkeit in der Anordnung der Kryställchen und das Vorhandensein von organischer Substanz mit dem Brechungsindex 1,55—1,6 bringen es mit sich, daß ein zu hoher Wert von  $\varepsilon$  gefunden wird, und doch erreichen wir niemals 1,530 ( $\alpha$  für Aragonit).

**Mikroskopische Methoden.** Als das geeignetste Material für die mikroskopische Bestimmung der Brechungsindices erwiesen sich die Conchitprismen in der Außenschicht von *Pandorina inaequalis*, da sie leicht isoliert werden konnten und unter allem zur Verfügung stehenden Material die größten Conchitnadeln darboten. Die so erhaltenen Resultate bleiben innerhalb der experimentellen Fehlergrenzen die gleichen bei der Untersuchung der Prismen aus *Sepia*, der Otolithen von *Gadus* und bei jenen von natürlich vorkommendem Karlsbader Conchit. Das eingeschlagene Verfahren bei der Untersuchung der Krystalle bestand darin, den unteren Nicol allein zu brauchen, die Krystalle so zu legen, daß ihr Hauptschnitt senkrecht zur Polarisationssebene des Polarisators für  $\omega$  stand, oder parallel dazu für  $\varepsilon$ , und dann ein Konzentrationsverhältnis für THOULET'sche Lösung zu finden, bei welchem die Krystalle ganz unsichtbar wurden. Die Brechungsindices der Krystalle und der Lösung waren dann die gleichen, und derjenige der Lösung konnte bestimmt werden. Letzteres konnte mittelst eines ABBE'schen

Refraktometers oder auch auf folgende Weise erreicht werden: das spezifische Gewicht der Lösung konnte bestimmt werden durch die WESTPHAL'sche Wage, und daraus wurde mit Hilfe der GOLDSCHMIDT'schen Tabellen der Brechungsindex berechnet. Es zeigte sich, daß die bei der Methode mittelst des spezifischen Gewichtes erhaltenen Resultate den durch direkte Bestimmung am Refraktometer gewonnenen bis zu einer Einheit in der 3. Decimalstelle gleich kamen. Deshalb wurden weitere Bestimmungen mittelst der Methode des spezifischen Gewichtes ausgeführt, weil diese entschieden die einfachere ist. Der Versuchsfehler betrug schließlich  $\pm 1$  bis  $\pm 1,5$  Einheiten in der 3. Dezimale. Der Fehler war zum Teil auf die Kleinheit der Krystalle zurückzuführen, derenhalber eine ziemlich starke Vergrößerung angewendet werden mußte, zum Teil auf das einfarbige Licht, welches bei der großen Dispersion der THOULET'schen Lösung nötig war, und welches nicht intensiv genug war, um die Methode zu einer sehr empfindlichen zu machen. Als Mittelwert aus vielen Versuchen ergab sich für  $\varepsilon_D = 1,524$ , für  $\omega_D = 1,661$ .

Es zeigt sich aber, daß für  $\varepsilon$  ein Gemisch von Cedernöl und Monobromnaphthalin wegen der geringen Dispersion genauere Resultate gab. Dadurch ergab sich bei einem Karlsbader Vorkommen ein Wert zwischen 1,522 und 1,523. Für  $\omega$  wurde Methyljodid gebraucht und man erhielt den Wert 1,660. Schließlich wurde  $\omega$  wieder durch die THOULET'sche Lösung bestimmt, aber um den Einfluß der Dispersion zu beseitigen, wurden immer parallele Versuche mit Calcit gemacht unter der gleichzeitigen Annahme, daß der Fehler im Zurichten der Flüssigkeit bei Calcit unter sonst gleichen Umständen auch als der Einstellungsfehler bei Conchit angesehen werden kann. Der so korrigierte Wert war 1,662.

Als Mittelwerte aus der ganzen Reihe der optischen Untersuchungen kann man  $\varepsilon = 1,523$  und  $\omega = 1,662$  annehmen.

Doppelbrechung. Aus den Brechungsindices  $\varepsilon_D = 1,523$  und  $\omega_D = 1,662$  berechnet, beträgt diese für Conchit 0,139, während sie für Calcit auf 0,172 kommt. Daß sie merklich geringer ist als beim Calcit, kann durch Vergleich von Calcit und Conchit im gleichen Schliff beobachtet werden. Mehrere Präparate wurden hergestellt, in welchen ein Conchitschliff von Calcitschliffen umgeben war. Durch dieses Verfahren konnte jeder Mangel im

Parallelismus des gesamten Präparates leicht entdeckt werden, und die Möglichkeit, daß die niedrigere Doppelbrechung des Conchits auf eine geringere Dicke seines Schliffes zurückzuführen gewesen wäre, war damit vermieden, denn beim Schleifen würden eher die äußeren Calcitstückchen als das innere Conchitstückchen zu dünn werden. Die einzige Fehlerquelle war die Unsicherheit, ob die Oberflächen der Schliffe direkt am Glas anlagen.

Der Unterschied im Verhalten der Calcit- oder Conchitprismen wurde beobachtet in einigen äußerst dünnen Schliffen von *Pinna*, welche senkrecht zur Oberfläche entnommen waren, wobei neben der äußeren Schicht von Calcitprismen und der Perlmutterschicht eine Innenschicht von Conchitprismen vorhanden war. Die Conchitprismen zeigten Farben niedrigerer Ordnungen als die Calcitprismen.

Es wurden auch einige Präparate senkrecht zur optischen Achse angefertigt mit der inneren Schicht von *Chama* (Conchit) in der Mitte, umgeben von Prismen aus *Pinna* oder *Terebratula* (Calcit). Die Achsenbilder wurden untersucht, und in allen Fällen zeigte Conchit weniger Ringe als Calcit, was bei gleicher Dicke der Schliffe niedrigere Doppelbrechung bedeutet. Bei der Herstellung einer großen Anzahl von Schliffen aus Conchitschalen zum Zwecke der Beobachtung von Achsenbildern war im Vergleich zu der Schwierigkeit, die gleiche Wahrnehmung bei Calcitpräparaten zu machen, die Leichtigkeit bemerkenswert, Schliffe zu erhalten, in welchen keine oder nur ein oder zwei farbige Ringe zu sehen waren.

Conchit-Krystalle können vorkommen als:

1) im Querschnitt unregelmäßig polygonale Prismen und Nadelchen mit gerade Auslöschung. Solche wurden gesehen in der Innenschicht von *Lithodomus* (Fig. 2), in der Außenschicht von *Pandorina*, in den Otolithen von *Gadus* u. s. w. und von Mineralsubstanzen in Inkrustationen von Karlsbad, von Schemnitz in Ungarn u. s. w. Die Nadelchen können Krystallsphäroide bilden, wie in Schildkrötenschalen oder in einem Vorkommen von Schemnitz. Die auf der Oberfläche des Wassers bei ungefähr 70° C entstandenen Nadelchen bilden ein rechtwinkliges Gitter und zeigen an Durchkreuzungsstellen ganz kleine, aber gut abgegrenzte Berührungsflächen.

2) Tafeln parallel zur Basis: alle Perlmutterschichten.

3) Nadeln mit einer Auslöschungsschiefe von ca. 60° kommen bei *Strombus* vor (Fig. 4) und sind möglicherweise nach einer Kante verlängerte Rhomboëder. Da man sich aber nicht überzeugen konnte,



daß die Nadeln in annähernd gleich orientierte Schliffen annähernd gleiche Auslöschungsschiefen gaben, ist es auch möglich, daß solche Bildungen sich nicht auf die Krystallstruktur beziehen. Ähnliche Nadeln kommen bei Cardium, bei einigen anderen Blattkiemern und den meisten Gastropoden vor.

Vorkommen des Conchits. Kesselstein, Krustenbildungen an Kühlschlangen und in Wasserbädern haben sich durch ihr spezifisches Gewicht = 2,85—2,865, durch das einachsige negative Achsenbild und durch die Uebereinstimmung ihrer Indices mit Conchit, als solcher und nicht etwa als Calcit, Aragonit oder Ktypeit erwiesen. Es fand sich ferner, daß an verschiedenen Orten Ablagerungen von  $\text{CaCo}_3$  vorkommen, welche im allgemeinen ein beträchtlich höheres spezifisches Gewicht als 2,715 haben, welche ein einachsiges Achsenbild geben, wo ein solches möglicherweise beobachtet werden kann, und negativen Charakter der Doppelbrechung aufweisen und deren Indices auf Conchit stimmen, welche Ablagerungen demnach als Conchit anzusehen sind. In allen diesen Ablagerungen besaßen die einzelnen Nadeln in hinlänglicher Weise Prismenform, um eine Bestimmung von  $\varepsilon$  zu ermöglichen. Die Bestimmungen von  $\varepsilon$  und  $\omega$  sind deshalb sehr wichtig, weil es sich zeigt, daß in dickeren Schliffen von sehr feinfaserigem Aragonit einachsige, negative Achsenbilder vorkommen können. Dünnere Schliffe zeigen gewöhnlich schon zweiachsige Achsenbilder, doch ist die Möglichkeit einer Verwechselung mit einem einachsigen Achsenbild oft nicht ganz ausgeschlossen.

In folgenden Ablagerungen ließen sich  $\varepsilon$  und  $\omega$  so genau messen, daß sich das Mineral zweifellos als Conchit erweist:

Aus Karlsbad. Groß-pisolithischer Erbsenstein (viel größer ausgebildet als jener aus Ktypeit) und dessen Matrix,  $s = 2,835$ . Aggregat von langen parallelen Nadeln,  $s = 2,83$ . Krystallaggregat mit nicht so deutlich paralleler Aneinanderlagerung,  $s = 2,82$ . Alle untersuchten Proben zeigten einachsige negative Achsenbilder. Erbsenstein und dessen Matrices erlitten beim Erhitzen eine Umwandlung, die durch das veränderte Aussehen der einzelnen Schichten im Erbsenstein und durch das Herabgehen des spezifischen Gewichtes der Matrix von 2,835 auf 2,66 erkannt wurde.

Aus Michelsberg in Böhmen. Wellenförmige bläuliche Inkrustationen,  $s = 2,73$ . Radiale Anordnung der Nadeln. Einachsiges negatives Achsenbild.



Aus Siebenbürgen. Gelbliche Krustenbildung,  $s = 2,81$ . Einachsigt negativ.

Aus Manno bei Lugano. Weißliche, radial-faserige Masse,  $s = 2,86$ . Einachsigt negativ.

Aus Florenz. Erbsenstein und Matrix,  $s = 2,82$ . Einachsigt negativ.

In folgenden Ablagerungen waren die Nadeln meistens kleiner und oft nicht gut voneinander zu trennen. Nach vielen sorgfältigen Beobachtungen der Indices bin ich zu dem Schlusse gekommen, daß sie alle Conchit sind, doch in Fällen wie Oberzeyring, welcher vielleicht am wenigsten genau bestimmbar war, mußte man die Messungen an einer Reihe von zusammenhängenden, sehr kleinen Kryställchen machen und deshalb waren Fehler leicht möglich.

Aus dem Yellowstone-Park. Sinter,  $s = 2,784$ . Negativ. Erleidet Umwandlung beim Erhitzen.

Aus Schemnitz in Ungarn. Braune Masse,  $s = 2,757$ . Besteht aus Krystallsphäroiden. Blaue wellenförmige und blaue verästelte Krustenbildung. Das spezifische Gewicht war in beiden Fällen infolge gasförmiger Einschlüsse niedrig; es trat aber beim Erhitzen eine Umwandlung ein. Einachsiges negatives Achsenbild.

Aus Altsohl in Ungarn, Schwarzbraune Krustenbildung,  $s = 2,757$ . Einachsiges negatives Achsenbild.

Aus Moldowa in Süd-Ungarn. Blaue Inkrustation,  $s = 2,82$ . Einachsigt oder nahezu und negativ.

Aus dem Banat in Süd-Ungarn. Blaue Inkrustation überrindet von derbem Calcit,  $s = 2,80$ . Einachsigt negativ.

Aus Ringenwechsel bei Schwatz in Tirol. Blaue Inkrustation,  $s = 2,829$ . Einachsiges negatives Achsenbild.

Aus Schloß Tauern in Tirol. Braune Inkrustation abwechselnd gelagert mit Calcit,  $s = 2,81$ . Einachsigt negativ.

Aus Laas in Tirol. Weiße Inkrustation abwechselnd gelagert mit Calcit,  $s = 2,76$ . Einachsigt negativ.

Aus Oberzeyring in Steiermark. Geschichtete Ablagerung, wobei die Nadelchen vertikal zur Oberfläche standen,  $s = 2,78$ . Einachsigt negativ.

Aus Eisenerz und Erzberg in Steiermark. Die Verkittung einer Breccie von Eisenspat. Weiße Inkrustationen. Einachsigt negativ.

Eisenblüte von verschiedenen Fundorten, z. B. Erzberg, wurde untersucht. Der Einschlüsse und Porosität halber war das spezifische Gewicht niedrig,  $\epsilon$  stimmte aber unverkennbar auf Conchit oder Aragonit,  $\omega$  stimmte entweder auf Conchit oder auf Aragonit, daher bestehen einige Eisenblüte aus Conchit, andere aus Aragonit.

Aus Leogang in Salzburg. Blaue Inkrustation,  $s = 2,73$ .

Aus Miemo in Toskana. Weiße Lage eingeschaltet zwischen zwei Calcitschichten,  $s = 2,80$ . Einachsigt oder nahezu und negativ.

Aus Viconago bei Marchivolo in Lombardei. Weiße, radial-faserige Ablagerung,  $s = 2,80$ . Einachsigt negativ.

Bemerkenswert ist, daß viele der oben erwähnten Orte Erzlagerstätten sind, während Eisenblüte bekanntlich an Eisensteinlagerstätte abgeschieden wird.

Im Laufe dieser Untersuchungen fand ich Erbsensteine von  $\text{CaCO}_3$ , welche einachsige, positive Achsenbilder gaben, und daher Ktypeit sein mußten (Monte Albani bei Rom, Tivoli bei Rom, Florenz, Bayreuth, Siebenbürgen, ebenso Karlsbad).

### Amorphes Calciumkarbonat.

Bekanntlich erscheint das Calciumkarbonat zunächst in der Gestalt runder Bällchen, welche nicht depolarisieren, wenn jenes aus kalten, wässerigen Lösungen frisch ausgefällt ist. Jene werden beim Stehen sehr schnell krystallinisch, wie man unter dem Polarisationsmikroskop beobachten kann. Wenn man Lösungen von Chlorcalcium und kohlensaurem Kalium innerhalb einer sehr dickflüssigen Gummilösung diffundieren läßt, wird die Reaktion dadurch sehr verzögert; im Verlaufe einiger Stunden bildeten sich überhaupt keine Kügelchen, und obgleich schließlich Calcit-rhomboëder und Krystallsphäroide entstanden, verblieben einige Kügelchen auf die Dauer amorph, ohne daß Anzeichen eines Ueberganges in die krystallinische Beschaffenheit an ihnen wahrnehmbar waren. Sobald man sie mit Wasser befeuchtete, wurden sie gleich krystallinisch. Für Versuchszwecke konnten so Kügelchen erhalten werden; es fand sich jedoch, daß man viel leichter zum

Ziele gelangt, wenn man sich einen Vorrat von Calciumkarbonat organischen Ursprunges verschafft. Die Oesophagaldrüsen des Regenwurmes sind mit genau ebensolchen Kügelchen erfüllt, neben welchen in den vorderen und manchmal auch in den hinteren Drüsen auch Calcitkonkretionen vorkommen können. Die Kügelchen bleiben auf die Dauer amorph, wenn die herauspräparierten Drüsen bei  $100^{\circ}\text{C}$  getrocknet und die letzten Spuren von Wasser mit absolutem Alkohol entfernt sind. Auf diese Weise wurde ein Vorrat von amorphem Calciumkarbonat erhalten, an welchem einige seiner Eigenschaften ermittelt wurden.

Das  $\text{CaCO}_3$  der getrockneten Drüsen wurde aus dem durch Glühen erhaltenen  $\text{CaO}$  durch Rechnung ermittelt und zu 50,59 Proz. gefunden. Andere anorganische Salze waren nicht nachzuweisen.

Frische Kügelchen werden beim Befeuchten mit Wasser sofort krystallinisch, länger aufbewahrte Proben zeigten sich etwas widerstandsfähiger gegenüber der Einwirkung des Wassers, wahrscheinlich wegen der Erhärtung der dünnen Haut aus organischer Substanz, welche nachweisbar jedes Kügelchen umgiebt. Die Kügelchen schießen beim Uebergang in den krystallinischen Zustand nicht zusammen und zeigen überhaupt in ihrem Verhalten keine Veränderung, außer daß sie nunmehr eine sehr kräftige Doppelbrechung annehmen.

Bei niederer Temperatur ist amorphes  $\text{CaCO}_3$  stabil. Eine lange Röhre, welche Kügelchen vom Regenwurm enthielt, wurde einige Stunden lang in flüssige Luft gestellt, und das  $\text{CaCO}_3$  blieb dabei amorph, ebenso wie bei gewöhnlicher Temperatur. Eine Erhöhung der Temperatur auf  $160\text{--}170^{\circ}$  über  $0^{\circ}$  genügt, um die Kügelchen in den krystallinischen Zustand überzuführen.

Da die amorphe Form von  $\text{CaCO}_3$  die allerlabilste zu sein scheint, so hätte sie die größte Löslichkeit haben sollen. Es wird aber kaum möglich sein, dies durch Versuche nachzuweisen.

Da es nicht möglich war, die Kügelchen frei von organischer Substanz zu erhalten, so war nur ein annähernd richtiger Wert für das specifische Gewicht zu erlangen. Die angewandte Methode bestand darin, daß die Drüsen, und in gleicher Weise Stücke kalkfreien Gewebes herausgenommen und getrocknet wurden. Durch Aufschneiden der Drüsen überzeugte man sich, daß die-

selben keine Calcitkonkretionen enthielten. Das spezifische Gewicht der getrockneten Drüsen war 1,707, das der Gewebe des Tieres 1,306. Das spezifische Gewicht des  $\text{CaCO}_3$  in den Drüsen ist folglich 2,09. Daß dieser Wert dem wahren spezifischen Gewicht einigermaßen nahe kommt, wird durch die auf ähnliche Weise erhaltenen Werte für das spezifische Gewicht der Calciumsalze in *Astacus* oder *Iulus* wahrscheinlich gemacht.

<i>Astacus</i> .	Spezifisches Gewicht des Panzers	= 1,824	
	„ „ „ entkalkten		
	Panzers	= 1,354	
	$\text{CaCO}_3 + \text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$	= 54,52	Proz.
	Spezifisches Gewicht der Kalksalze	= 2,2	
<i>Iulus</i> .	„ „ des Panzers	= 1,824	
	„ „ „ entkalkten		
	Panzers	= 1,363	
	$\text{CaCO}_3 + \text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$	= 56,26	„
	Spezifisches Gewicht der Kalksalze	= 2,2.	

*Astacus* sowohl als *Iulus* enthalten ungefähr 6 Proz.  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ , so daß die Resultate nicht gerade als exakte Werte für das spezifische Gewicht des amorphen  $\text{CaCO}_3$  gelten können. Da das  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  im Tierreich wahrscheinlich ein ziemlich niederes spezifisches Gewicht hat, so beeinflusste es vielleicht nicht zu sehr die obigen Ergebnisse.

Der Brechungsindex wurde durch die mikroskopische Methode mit einer Flüssigkeit annähernd bestimmt. Irgend eine wässrige Lösung war für diesen Zweck nicht zu brauchen, da durch eine solche die Kügelchen krystallinisch geworden wären; deshalb wurde Cedernholzöl angewendet, welchem man Dimethylanilin tropfenweise beimischte. Als Mittelwert ergab sich 1,538, es fragt sich nur, ob das der Brechungsindex der Kugel oder der organischen Hülle ist. Jedenfalls kann der Brechungsindex der Kugel nicht über 1,538 betragen. Auch bei stärkster Vergrößerung und bei Anwendung der besten Mikroskope wurde keine Spur von Doppelbrechung beobachtet.

Da amorphes  $\text{CaCO}_3$  die labilste Form von  $\text{CaCO}_3$  ist, müßte es, wenn die Umstände es ermöglichen, immer zuerst aus Lösungen ausgeschieden werden, wenn OSTWALD's Regel von allgemeiner Giltigkeit ist. Die Bedingungen seiner Entstehung in organischer und anorganischer Natur sind aber noch nicht untersucht. Man weiß auch nicht, ob es beim Uebergang in den krystallinen



Zustand sich immer direkt in Calcit oder möglicherweise auch in Aragonit, Conchit oder Ktypeit umwandelt. Es kann sein, daß nur die Umwandlung in Calcit möglich ist. Wenn sein Ausbleiben ein Auskrystallisieren der wahrscheinlich nächst labilsten Form Conchit verursacht, dann würde seine Ab- oder Anwesenheit das entscheidende Moment für das Vorkommen des Conchits bezw. Calcits sein.

Die Vorkommnisse des amorphen  $\text{CaCO}_3$  im Tierreich, sowohl da, wo es amorph bleibt, als auch da, wo es später krystallinisch wird, sind noch nicht untersucht. In der Gestalt von Kügelchen kann es aber bei *Helix* im Schleim, in den Zellen des Mantelrandes und in dem Mantel wahrgenommen werden. Hier wurde am Aufbrausen bei Säurezusatz die Gegenwart eines Carbonates erkannt, das Fehlen von Doppelbrechung bewies, daß die amorphe Form vorlag.

Amorphes  $\text{CaCO}_3$  kann ferner nachgewiesen werden in den Hautskeletten verschiedener Gliederfüßler und in den Eierschalen einer Natter. Die Panzer von *Astacus*, *Iulus* und *Squilla*, sowie die Eierschalen einer Natter brausten stark bei Säurezusatz, jedoch zeigte sich entweder keine Spur von Doppelbrechung, oder es waren nur einzelne, hier und da im Bereiche eines Schliffes verstreute Krystallsphäroide sichtbar.

Eine Analyse von *Astacus*-Panzer ergab:

$\text{CaO}$	$= 30,44$	Proz.
$\text{CO}_2$	$= 21,29$	„
$\text{P}_2\text{O}_5$	$= 2,79$	„
<hr/>		
	$54,52$	Proz.

oder  $\text{CaCO}_3$  48,5 Proz. und  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_3$  6,1 Proz. Organische Substanz aus der Differenz  $= 45,48$  Proz.

Auch SCHMIDT teilt eine Analyse mit, welche, in Prozenten von  $\text{CaCO}_3$  und  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  ausgerechnet, geben würde:

$\text{CaCO}_3$	$= 46,25$	Proz.
$\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$	$= 7,02$	„
<hr/>		
	$53,27$	Proz.

Die Resultate stimmen so genau wie möglich überein, da Panzer von verschiedenen Exemplaren von *Astacus* analysiert wurden.

Iulus gab bei der Analyse:

CaO	=	31,29	Proz.
CO <sub>2</sub>	=	21,60	„
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	=	3,37	„
<hr/>			
		56,26	Proz.

oder CaCO<sub>3</sub> 49 Proz. und Ca<sub>3</sub>(PO<sub>4</sub>)<sub>3</sub> 7,3 Proz.

Squilla enthält nach SCHMIDT's Analyse:

CaCO <sub>3</sub>	19,51	Proz.
Ca <sub>3</sub> (PO <sub>4</sub> ) <sub>2</sub>	17,66	„
<hr/>		
	37,17	Proz.

Die Eierschalen der Natter wurden nicht quantitativ untersucht, zeigten aber sowohl CaCO<sub>3</sub> als Ca<sub>3</sub>(PO<sub>4</sub>)<sub>2</sub> in beträchtlichen Mengen. Augenscheinlich ist die Thatsache, daß diese Panzer keine Doppelbrechung zeigen, nicht darauf zurückzuführen, daß das CaCO<sub>3</sub> in zu geringer Menge vorhanden ist; denn ein Präparat, welches den, wenn auch nur 19,51 Proz. CaCO<sub>3</sub> enthaltenden Panzer in seiner ganzen Dicke umfaßt, muß doch viel mehr CaCO<sub>3</sub> repräsentieren als die dünne Schale von Cypris, welche z. B. Doppelbrechung zeigt und im konvergenten polarisierten Licht ein deutliches Kreuz giebt. Außerdem fand sich, wenn mehrere Tage lang in Wasser oder mit Eau de Javelle maceriert wurde, daß durch die ganzen Präparate hindurch krystallinisches CaCO<sub>3</sub> gewöhnlich in der Form von Krystallsphäroiden auftrat. Auch wenn man bis zur Verkohlung der organischen Substanz erhitzte, wurde Depolarisation erhalten.

Daraus ergibt sich, daß diese Panzer sowohl, als die Nattereierschale amorphes CaCO<sub>3</sub> enthalten, welches beim Macerieren oder Erhitzen krystallisiert.

Die Thatsache, daß die Einwirkung des Wassers Krystallbildung veranlaßt, macht es erklärlich, warum amorphes CaCO<sub>3</sub> nicht als Mineral gefunden wird.

Die Möglichkeit des Vorkommens von CaCO<sub>3</sub> in amorpher Gestalt scheint mir auf eine zulässige Erklärung einiger tierischer Kalkausscheidungen mit den physikalischen Eigenschaften des Calcits hinzuweisen, wobei die äußere Form freilich durch organische Faktoren bedingt wird. Solche Ausscheidungen sind die Nadelchen in Kalkschwämmen und das Gerüst von Stachelhäutern. Bekanntlich kann die allgemeine Form der Nadelchen bei Kalk-, Kiesel- und Hornschwämmen ähnlich sein; außerdem hat v. EBNER (1887) gezeigt, daß „die Gestalt der Kalknadelchen

keine Beziehung zur Krystallform des Kalkspates aufweist“, und MINCHIN (1898) giebt an, daß die Gestalt eines Nadelchens durch die Lage und Zahl der Zellen bedingt wird, welche jenes ausscheidet. Wenn wir annehmen, daß das frisch ausgeschiedene  $\text{CaCO}_3$  gerade wie die Kieselsubstanz amorph ist, dann hängt offenbar die Gestalt der Ausscheidung nur von organischen Bedingungen ab. Bei der Krystallisation würde alsdann die bereits vorhandene Form beibehalten bleiben, es könnte dann noch allenfalls eine parallele Fortwachsung stattfinden. Thatsächlich hat MINCHIN (1898) gezeigt, daß bei *Clathrina contorta* und *cerebrum* jeder Arm der dreistrahligten Nadel zuerst als ein Kügelchen in einer Zelle erscheint, und daß die Nadel im Verlaufe ihrer Ausbildung erst dann doppelbrechend wird, wenn sich die 3 Arme vereinigt haben. Eine ähnliche Erklärung kann wohl auch für die Maschenstruktur des Echinodermengerüstes zutreffen.

### Calciumphosphat im Tierreich.

Ueber die Mineralogie des Calciumphosphats im Tierreich ist bisher nur sehr wenig bekannt. BUCH (1828) nimmt an, daß es in Knochen als Apatit vorkommt, obgleich er zugiebt, daß „Apatit in der Form des Knochens nicht mehr erkannt werden kann“. SORBY (1879) glaubt, daß vorhandenes Phosphat das spezifische Gewicht von tierischen Schalen über 2,715 zu erhöhen imstande ist. Hauptsächlich um zu beweisen, daß dies nicht richtig ist, gebe ich die folgende Zusammenstellung dessen, was im mineralogischen Sinne über das im Tierreich vorkommende  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  bekannt ist.

Ich habe bisher  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  in folgenden zwei Arten des Vorkommens beobachtet: 1) Im krystallinischen Zustand in Knochen und Zähnen. Sehr viele frühere Analysen von Knochen und Zähnen finden sich in SCHLOSSBERGER's Thierchemie. In Knochen variiert die gesamte Mineralsubstanz, hauptsächlich  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  und  $\text{CaCO}_3$ , von 50–80 Proz., das  $\text{CaCO}_3$  von 1–25 Proz.; in Zähnen die Mineralsubstanz von 56–98 Proz., das  $\text{CaCO}_3$  von 1–8 Proz. Da die Krystallmodifikation in Knochen und Zähnen die nämliche zu sein scheint, so ist es wegen des durchaus wechselnden Prozentgehaltes an  $\text{CaCO}_3$  wahrscheinlich, daß die Krystalle nicht aus irgend einer Verbindung von Karbonat und Phosphat, sondern nur aus Phosphat bestehen. Das spezifische

Gewicht der Calciumsalze in Knochen kann annähernd durch Rechnung ermittelt werden. Der höchste Prozentgehalt an Ca-Salzen, wie er sich für den Hüftknochen des Menschen in SCHLOSSBERGER's Tabellen angegeben findet, beträgt 69,82 Proz., wovon 4,4 Proz.  $\text{CaCO}_3$  ist. Das höchste in den Tabellen gefundene specifische Gewicht für den Hüftknochen war 1,997. Nimmt man das specifische Gewicht der organischen Substanz als 1,3—1,4 und des  $\text{CaCO}_3$  als 2,1—2,9, so beträgt dasjenige des Calciumphosphats rund 2,3.

VON EBNER 1877 bestimmte die optischen Charaktere der Krystallmodifikation in den Knochen und kam zu dem Schluß, daß dieselben positiv einachsig oder möglicherweise zweiachsig mit einem optischen Winkel von jedenfalls nicht über  $20^\circ$  wären. Außerdem ist leicht zu beobachten, daß die Brechungsindices ziemlich hoch sind, und die Doppelbrechung sehr niedrig ist. Ziemlich dicke Knochenschliffe verwandelten bei Subtraktion das Rot 1. Ord. in Gelb, bei Addition in Blau. Einige Messungen waren angestellt, um einen Kombinationswert beider Brechungsindices zu erhalten. Mit ABBE's Refraktometer bekam ich dafür 1,565, durch mikroskopische Messungen 1,56.

2) In der Form von Kügelchen in Eierschalen etc. Wegen ihrer sehr geringen Größe war eine direkte Bestimmung der chemischen Zusammensetzung dieser Kügelchen nicht möglich. In allen Fällen aber, in denen Kügelchen wahrnehmbar waren, konnte Phosphat durch die Prüfung mit Ammoniummolybdat nachgewiesen werden. Im Winterdeckel von *Helix* findet sich in der Asche nach WICKE (SCHLOSSBERGER's Thierchemie) 5,73 Proz.  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ . Für die Schildkröteneierschale giebt GMELIN (SCHLOSSBERGER's Thierchemie) 7,3 Proz. Calciumphosphat an. Im Otolithen von *Gadus* fand ich 2,85 Proz.  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ . In den Eierschalen aller Vögel, einer Natter, von *Bulimus oblongus*, in *Lophohelia* und schließlich in allen Fällen, in denen solche Kügelchen wahrzunehmen waren, wurde ein Phosphatgehalt nachgewiesen, und da nicht einmal Magnesium immer vorhanden ist, so bleibt nichts übrig, als anzunehmen, daß das Phosphat in der Form eines Calciumsalzes zugegen ist. Das specifische Gewicht aller Kügelchen enthaltenden Gebilde ist niedriger gefunden worden, als aus ihrer sonstigen mineralischen Zusammensetzung zu erwarten gewesen wäre. Das specifische Gewicht des Winterdeckels von *Helix* mit 95,18 Proz. Mineralsubstanz, Calcit und  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ , betrug nur 2,55, das macht für



die gesamte Mineralsubstanz 2,6 aus. Unter Berücksichtigung der organischen Substanz erreicht das specifische Gewicht aller Eierschalen kaum den Wert 2,6. Auch Gebilde aus Conchit, welche beträchtliche Mengen Phosphat enthalten, ergaben gleichfalls ein verhältnismäßig niedriges specifisches Gewicht, z. B. *Lophohelia* 2,802, *Gadus-Otolith* 2,74, Schildkröteneierschale 2,757.

Der Brechungsindex ist niedriger als 1,486, d. h. in Eierschalen, in welchen man Kügelchen zwischen Calcitkörnern eingebettet findet, ist der Brechungsindex der ersteren stets niedriger als für den außerordentlichen Strahl des Calcits. Die Kügelchen scheinen überhaupt keine depolarisierende Wirkung auszuüben; sie müssen demnach entweder amorph sein oder dem tesseralen System angehören.

Das in Crustaceenpanzern beobachtete Phosphat ist wahrscheinlich gleichfalls amorph oder tesseral, denn bei *Astacus* und *Squilla* bemerkte ich überhaupt keine Depolarisation, und bei *Cancer* konnte ich nicht die Ueberzeugung gewinnen, daß irgend eine andere Krystallform als Calcit vorhanden war.

### Uebersicht über die Kalkgebilde im Tierreiche.

Von den Formen des Calciumcarbonates sind nur Calcit, Conchit und die amorphe Varietät im Tierreich zu finden. In keinem Falle konnte Aragonit sicher nachgewiesen werden. Keine krystallinische Schale und kein Skelettgebilde schien seinen höchsten Brechungsindex zwischen 1,681—1,685 zu haben oder ein zweiaxsiges Achsenbild mit einem optischen Winkel von  $30^{\circ}$  zu geben oder beim Erhitzen in der für Aragonit charakteristischen Weise zu zerspringen; alle aber besaßen die Natur von Krystallen, welche in ihren Eigenschaften entweder mit Calcit oder Conchit in Uebereinstimmung gebracht werden konnten.

Die Verbreitung des Calcits oder Conchits scheint in sehr geringem Grade von genetischen Beziehungen abzuhängen. Als allgemeine Regel finden wir, daß die Schneckenschalen aus Conchit bestehen, *Patella* und *Ianthina* aber aus Calcit. Die Röhre von *Teredo* ist Calcit, von *Gastrochaena* und *Serpula* Conchit. Unter den Korallen bestanden die Skelette aller untersuchten *Madreporaria* aus Conchit, ebenso das Skelett von *Heliopora*, während die Skelette der übrigen untersuchten *Aleyonarien* (*Aleyonidae*, *Tubiporidae*, *Pennatulidae*)

dae, Corallidae und Isidae) Calcit waren. Dasselbe Tier enthält häufig zugleich Ausscheidungen von Calcit und von Conchit; die äußeren Schichten der Pinna- und Mytilus-Schalen sind Calcit, während die inneren aus Conchit bestehen; die Röhre von *Teredo* ist Calcit, die Schale Conchit. Das Gehäuse von *Helix* ist Conchit, der Winterdeckel ist Calcit, die Eierschale ist Calcit, der Liebespfeil ist Conchit.

Die Bedingungen, welche für das Auftreten der einen oder der anderen Form in der anorganischen Natur gelten, sind noch nicht exakt festgestellt, und die Art ihres Vorkommens im Tierreich wirft kein Licht auf diese Frage. Es ist schwer einzusehen, wie die Umstände, unter welchen die Calcitschale eines *Pecten* sich bildet, wesentlich sich unterscheiden können von denen, unter welchen die Conchitschale eines *Pectunculus* sich bildet, und noch schwerer, wenn man es mit zwei Schichten derselben Schale, z. B. der äußeren Calcit- und der inneren Conchitschicht einer Pinna oder eines *Mytilus* zu thun hat.

Demnach ist zur Zeit die physiologische Bedeutung des Vorkommens von Conchit oder Calcit gänzlich unbekannt.

### Allgemeine Methoden zur Identifizierung von Calcit und Conchit.

Da Calcit und Conchit in ihren Eigenschaften einander ziemlich nahe kommen, so ist es nicht immer sehr leicht, zwischen beiden zu entscheiden, besonders in dem bei tierischen Ausscheidungen häufigen Falle, wo die Nadelchen sehr klein sind; und wenn in einem Falle Aragonit vorkommen sollte, so wäre die Unterscheidung von Conchit um so schwieriger, da die Eigenschaften dieser beiden Minerale einander noch viel näher kommen. Die Merkmale, an welche man sich gehalten hat, waren verschieden für verschiedene Tiergruppen und je nach den verschiedenen Umständen. Sie sollen in Kürze nachstehend zusammengefaßt werden:

1) *Specificisches Gewicht.* Wo dasselbe einwandfrei bestimmt werden kann, ist es ein sehr zuverlässiges Mittel, zu prüfen, daß eine Schale nicht Calcit ist. Calcit hat das spezifische Gewicht 2,715; wenn also eine recente Schale, die vermuthlich 2—6 Proz. organische Substanz enthält, eine Ziffer = 2,715 oder höher er giebt, so können wir schließen, daß dieselbe — wenn einachsigt —

aus Conchit (specifisches Gewicht 2,87) besteht. Infolge der Porosität gewisser Einschlüsse, wie auch mit Rücksicht auf die organische Substanz ist es leicht zu erklären, wie ein Conchit- oder auch ein Calcitgebilde einen erheblich niedrigeren Wert ergeben kann als 2,87 bzw. 2,715, aber unmöglich ist es, daß es einen höheren Wert ergibt.

2) Spaltbarkeit und Zwillingslamellierung. Spaltbarkeit nach dem Rhomboëder R und Zwillingslamellierung nach  $-\frac{1}{2}$  R sind überaus charakteristisch für Calcit, während weder Spaltbarkeit noch Zwillingslamellen in Conchit wahrgenommen worden sind. Wenn wir daher eine Schale zu feinem Pulver zerreiben und zahlreiche Lamellenbildungen und vielleicht auch rhomboëdrische Spaltbarkeit beobachten, so dürfen wir sicher auf Calcit schließen. Die Abwesenheit der Lamellierung ist jedoch an und für sich kein Kennzeichen dafür, daß wir es mit Conchit zu thun haben; die Kleinheit der Krystalle oder vorhandene organische Structur können ihr Auftreten auch in Calcitgebilden verhindern.

3) Optische Merkmale. Calcit und Conchit stimmen untereinander darin überein, daß sie negativ und einachsigt sind, aber sie unterscheiden sich in den Werten für  $\epsilon$  und  $\omega$ ; Bestimmungen des ordentlichen Strahles liefern zwar kaum eine befriedigende Unterscheidung zwischen Calcit und Conchit, aber eine bessere zwischen Calcit und Conchit einerseits und Aragonit andererseits, während im Gegensatz dazu Bestimmungen des außerordentlichen Strahles zuweilen kaum zwischen Conchit und Aragonit, wohl aber zwischen Aragonit und Conchit einerseits und Calcit andererseits unterscheiden lassen.

Ordentlicher Strahl. Nadelchen aus Skelettbildungen von ungefähr 150 Arten aus allerlei Gruppen im Tierreiche wurden verglichen mit THOULET'scher Lösung vom Brechungsindex 1,662, keines davon zeigte einen sicher erkennbaren höheren Wert; Aragonitnadelchen, welche in dieser Flüssigkeit geprüft wurden, ergaben ein sehr wesentlich höheres Resultat. Durch mikroskopische Bestimmung der Brechung des ordentlichen Strahles war es aber unmöglich, genügend sicher Calcit und Conchit zu unterscheiden; Messungen vermittelt der Methode der Totalreflexion zeigten, daß  $\omega$  für Conchit etwas größer ist als bei Calcit, und unter günstigen Bedingungen zeigt eine Vergleichung von Calcit- und Conchitnadelchen in einer Lösung mit dem Brechungsindex 1,662, daß Conchit einen etwas höheren Wert für  $\omega$  hat als Calcit. Gewöhnlich aber liegt die Differenz innerhalb der Versuchsfehlergrenzen.

Schwierigkeiten bei den Bestimmungen des außerordentlichen Strahles boten sich hinsichtlich der Orientierung. Da Calcit und Conchit einachsigt und negativ sind, hat der Index des außerordentlichen Strahles sein Minimum in Schliffen parallel zur optischen Achse, variiert mit dem Winkel, den der Schliff mit der optischen Achse bildet, wobei er seinen Maximalwert gleich dem des ordentlichen Strahles in Schliffen senkrecht zur optischen Achse erreicht. In Fällen, wie z. B. bei den Prismen von *Pandorina* oder irgend einem prismatischen Gebilde, bestand diese Schwierigkeit nicht, da die Prismen derart auf ihre Seitenflächen gelegt werden konnten, daß sie parallel zur optischen Achse lagen. Die Beziehung zwischen dem Winkel  $\Theta$  (mit der optischen Achse) und dem Index  $m$  wird durch die Formel

$$\frac{1}{m^2} = \frac{\sin^2 \Theta}{\omega^2} + \frac{\cos^2 \Theta}{\varepsilon^2}$$

ausgedrückt. Beim Kalkspat ergibt das

$$\frac{1}{m^2} = \frac{\sin^2 \Theta}{(1,6585)^2} + \frac{\cos^2 \Theta}{(1,4863)^2}$$

Bei der Berechnung finden wir folgende Werte für  $m$ :

$0^\circ = 1,4863$	$25^\circ = 1,5131$
$5^\circ = 1,4874$	$30^\circ = 1,5243$
$10^\circ = 1,4908$	$35^\circ = 1,5369$
$15^\circ = 1,4962$	$45^\circ = 1,5653$
$20^\circ = 1,5040$	

Erst bei Winkeln von  $30^\circ$  jederseits zur optischen Achse gelangen wir zu Zahlen, welche mit dem Minimalwert für Conchit übereinstimmen. Für den Conchit lautet die Gleichung

$$\frac{1}{m^2} = \frac{\sin^2 \Theta}{(1,662)^2} + \frac{\cos^2 \Theta}{(1,523)^2}$$

Bei der Ausrechnung finden wir für  $m$ :

$10^\circ = 1,527$
$15^\circ = 1,531$
$20^\circ = 1,537$

Wie beim Kalkspat fallen Winkel bis zu  $10^\circ$  beiderseits von der optischen Achse fast in den Bereich der Fehlergrenzen bei der Beobachtung.

In Weichtierschalen, wenn die Nadelchen zur Basis parallele Tafeln oder Rhomboëder vorstellen, ist es unmöglich, einfache Krystalle zu erhalten, welche für die Bestimmung von  $\varepsilon$  passend



orientiert sind, und ich mußte mich zu diesem Zweck auf kleine Bruchstücke oder Schiffe beschränken, bei welchen die beigemengte organische Substanz auch einigen Einfluß auf das Resultat gehabt haben mag. Die folgenden Werte waren für die Brechungsindices verschiedener organischer Häutchen gefunden worden: Deckel von *Livonia pica*, doppelbrechend, 1,550 und 1,567, Haut auf der inneren Seite eines Straußeneies 1,6, Periostracum von *Strombus* 1,55. In Korallen und Polyzoen, bei welchen die Nadelchen nicht senkrecht zu irgend einem zusammenhängenden Stück Oberfläche gelagert sind, wurde der Index an einem fein gepulverten Präparat bestimmt, und wenn die Nadelchen im allgemeinen prismatisch ausgebildet sind, konnte man ziemlich zuverlässig einen Minimalwert finden durch Prüfung einer hinreichenden Zahl von Stückchen.

Da Calcit und Conchit sich in der Doppelbrechung (Calcit 0,1722, Conchit 0,139) unterscheiden, werden wir in Schliften parallel zur optischen Achse bei Calcit Farben von höherer Ordnung erhalten als bei Conchit, und in Schliften senkrecht zur optischen Achse bekommen wir bei Calcit mehr Ringe im Interferenzbild als bei Conchit. Das kann nur einige vorläufige Anhaltspunkte geben, kann aber nicht als entscheidend angesehen werden.

Der allgemeine Habitus der Krystalle liefert oft einen brauchbaren Anhaltspunkt für die Entscheidung, ob Calcit oder Conchit vorliegt. Calcitnadelchen sind im Tierreiche gewöhnlich viel größer als jene von Conchit und oft weniger genau parallel in ihrer Richtung, so daß man in einer senkrecht zur optischen Achse präparierten Calcitschale, z. B. in Eierschalen, Kreuze beobachtet, die gegenseitig etwas übereinander greifen, während ein ähnliches Präparat aus einer Conchitschale, z. B. von *Cyrena*, ein einfaches, oft nicht ganz scharfes Kreuz und zuweilen einen kleinen optischen Winkel, von *Strombus*, mitunter auch nur teilweise sich deckende Kreuze liefert, welche aber höchstens durch zwei Systeme von Kryställchen veranlaßt werden.

Die Hauptformen der im Tierreich beobachteten Conchitnadelchen sind weiter oben schon aufgezählt worden. Die Formen, in denen Calcit vorkommt: sind 1) Rhomboëder, z. B. *Helix*-Eierschale. 2) Prismen, gewöhnlich begrenzt durch die Basis und durch eine Pyramide. Dieselben können bei *Pinna* einen Durchmesser von 0,08 mm erreichen, während die Conchitprismen von *Pandorina* einen Durchmesser von nur 0,012 mm aufweisen.

3) Körneraggregate, deren Körner in der Richtung der Hauptachse verlängert sind, z. B. Eierschalen, oder ohne Verlängerung in irgend einer Richtung, z. B. *Retepora*, und Konkretionen, wie im Regenwurm oder im Ohr des Sturio. 4) Krystallsphäroide, z. B. bei *Corallium rubrum*. 5) Spicula, z. B. bei Schwämmen, deren Form keine Beziehung zur Krystallachse von Calcit hat. 6) Die lockeren Stacheln und Platten von Echinodermata, deren morphologische Achse mit der Krystallachse zusammenfällt.

Die Aetzfiguren waren ohne Bedeutung, natürlich waren keine an den Krystallaggregaten von Conchit zu sehen, und selbst unter verschiedenen Calcitschalen erhielt ich solche (wie auch LEYDOLT) nur bei Pinna.

Verhalten beim Erhitzen. Wenn Calcit erhitzt wird, verändert er sich nicht unterhalb jener Temperaturen, bei welchen er  $\text{CO}_2$  abgibt, während Conchit beim Erhitzen auf Temperaturen oberhalb  $305^\circ$  in Calcit übergeht. Um eine Temperatur zu erzielen, welche über der Umwandlungstemperatur des Conchits liegt, aber unter der Temperatur, bei welcher  $\text{CO}_2$  entwickelt wird, wurden die zu untersuchenden Präparate immer mit einigen Aragonitnadelchen erwärmt, bis letztere oben Risse bekamen, was bei ca.  $400^\circ \text{C}$  geschieht. Je nach den Umständen können wir die durch Erhitzung bewirkte Umwandlung konstatieren an

1) der Veränderung des specifischen Gewichtes. Das specifische Gewicht von Cyrena z. B. vermindert sich von 2,83 auf 2,71;

2) dem Auftreten von Spaltbarkeit und Zwillingslamellierung. Wenn Nadelchen vorliegen, welche vor dem Erhitzen weder deutliche Spaltbarkeit noch Zwillingslamellierung aufweisen, wie dies bei Conchit oder auch Aragonit der Fall ist, aber nach dem Erhitzen beide Erscheinungen zeigen, können wir daraus den Schluß ziehen, daß eine Umwandlung irgend einer anderen Form des  $\text{CaCO}_3$  in Calcit stattgefunden hat, und aus anderen Erscheinungen können wir entnehmen, ob ursprünglich Conchit vorhanden war;

3) der Aenderung in den optischen Merkmalen. a) Aenderung im Gesamtaussehen. Diese ist am deutlichsten bei Perlmutterschichten. Ein unveränderter Schliff parallel zur Oberfläche ist fast genau senkrecht zur optischen Achse, die Krystalle sind sehr klein und ihre Achsen parallel, die Depolarisation ist klein (Fig. 2). Nach dem Erhitzen ist die allgemeine Orientierung nicht wesentlich verändert, aber die Krystalltafeln sind größer,

ihre Anordnung unregelmäßiger geworden; man hat nunmehr das Bild eines körnigen Aggregates vor sich (Fig. 3). b) Aenderung des Minimalwertes von  $\epsilon$ . Wenn in einem pulverförmigen Präparat einer Schale die einzelnen Stückchen vor dem Erhitzen Indices von nicht unter 1,523 geben, und wenn nach dem Erhitzen zahlreiche Bruchstückchen mit einem Index von weniger als 1,523, einzelne sogar mit ungefähr 1,4863 gefunden werden, so ist der direkte Beweis für die Umwandlung von Conchit in Calcit geliefert.

**Protozoa.** Nur die Foraminifera perforata wurden in Betracht gezogen, mit den Imperforata war nichts anzufangen, da sie Aggregatpolarisation zeigten und aus äußerst feinen, nicht orientierten Körnchen bestanden. SOLLAS (1885) hat zwar für *Milliola*, *Peneroplis*, *Spirulina* und *Orbiculina* das spezifische Gewicht bestimmt und Werte = 2,7—2,722 gefunden, welche sowohl für Conchit als auch für Calcit passen könnten.

Für Perforata hat SOLLAS (1885) ebenfalls Bestimmungen vom spezifischen Gewicht gemacht. Bei *Globigerina*, *Textularia*, *Rotalia*, *Discorbina*, *Nodosaria*, *Nomonina* und *Lagena* bekam er Werte = 2,626—2,674, für *Polytrema* — 2,65, die Mehrzahl der von ihm gefundenen Werte lag zwischen 2,65 bis 2,674, woraus zu schließen ist, daß die Perforata aus Calcit bestehen.

SORBY (1879) und v. EBNER (1887) hatten beobachtet, daß die Kammern von *Globigerina* und *Polystomella* ein Krystallsphäroidkreuz von negativem Charakter zwischen gekreuzten Nicols zeigten; wie v. EBNER sagt, ist daraus zu folgern, daß optisch negative einachsige Krystallindividuen senkrecht zur Oberfläche der Schale orientiert sind.

Ich fand, daß alle untersuchten Foraminifera perforata im konvergenten polarisierten Lichte ein negatives Kreuz zeigten, demnach entweder Calcit oder Conchit waren. Da bei Erhitzung auf über 400° keine Veränderung wahrnehmbar war, und in den Fällen, welche eine Messung von  $\epsilon$  erlaubten, dieser Index mit Calcit übereinstimmte, ebenso wie die von SOLLAS angegebenen spezifischen Gewichte, so kann man mit Sicherheit schließen, daß nur Calcit vorkommt. Gewöhnlich war die Struktur zu fein, um die Zwillingslamellierung genügend deutlich hervortreten zu lassen, bei *Nummulites* wurde letztere sehr deutlich wahrgenommen, aber falls es sich um Fossilien handelt, ist man nie sicher, ob der Calcitcharakter ursprünglich oder sekundär ist.



In dieser Gruppe wurden die folgenden Beobachtungsergebnisse erhalten :

Name	Achsenbild	Brechungs-indices	Bemerkungen
Lagenidae			
Lagena	einachs. negativ		
Vaginula	" "		
Cristellaria	" "		
Rotalidae			
Cymbalopora	" "		
Rotalia	" "		keine Veränderung beim Erhitzen auf 400°.
Planorbulina	" "		
Globigerinidae			
Globigerina	" "		keine Veränderung beim Erhitzen auf 400°.
Nummulinidae			
Nummulites	" "	$\varepsilon = 1,486$	Zwillingslamellierung vorhanden.
Amphistegina	" "	$\varepsilon = 1,486$	
Polystomella	" "	$\varepsilon = 1,486$	keine Veränderung beim Erhitzen auf 400°.
Operculina	" "	$\varepsilon = 1,486$	

**Coelenterata.** Wie oben erwähnt, glaubt SORBY (1879) des spezifischen Gewichtes und der Härte wegen, daß *Alcyonaria* Calcit mit wahrscheinlich etwas Aragonit seien und *Madreporaria* Aragonit. VON EBNER (1887) schließt aus Untersuchungen mit einem Nicol, daß die einzelnen Nadeln, aus denen die Skelette der *Madreporaria* bestehen, ähnlich wie Kalkspatprismen sich verhalten, nämlich negativ einachs. sind, und daß die optische Achse in der Längsrichtung verläuft. Bei *Melithaea ochracea* (*Alcyonaria*) kamen stabförmige Kalkkörper vor, welche wie einfache Krystalle sich verhalten. Die optische Achse ist in der Längsrichtung, und sie sollen wahrscheinlich aus Calcit bestehen.

In den Arbeiten von v. KOCH (1882), FOWLER und Miss OGILVIE habe ich wenig über die mineralogische Beschaffenheit der Skelette finden können, obgleich letztere das Aussehen im gewöhnlichen Lichte sehr eingehend beschrieben hat. Bemerkenswert ist, daß die Anlage des Skelettes des *Asteroides calycularis* nach KOCH aus Krystallsphäroiden bestehen soll, die ein Kreuz zwischen gekreuzten Nicols geben.

In der schon früher erwähnten Abhandlung von KLEMENT



(1894) über die künstliche Darstellung von Dolomit stellte er fest, daß *Madrepora* sicher nicht aus Kalkspat, sondern aus einer Modifikation von  $\text{CaCO}_3$  besteht, welche nach seinen Angaben noch labiler sein müsse als Aragonit.

In einer Arbeit von G. C. BOURNE (1899) teilt SOLLAS einige Bestimmungen von spezifischen Gewichten verschiedener Coelenteraten mit. *Spongodes spicula* 2,63–2,7, *Heliopora* 2,82, *Euphyllia* 2,77, *Madrepora* 2,78. Man kann schon daraus entnehmen, daß *Heliopora*, *Euphyllia* und *Madrepora* nicht aus Calcit bestehen.

Beobachtungen. Das spezifische Gewicht wurde innerhalb dieser Gruppe mit einiger Sorgfalt (Luft durch Kochen ausgetrieben etc.) bestimmt. Da ich 2,802 für das spezifische Gewicht von *Heliopora* fand, während SOLLAS 2,82 mitteilte, wird es sich wohl eher auf die Unterschiede der gleichen Species entnommenen Proben zurückführen lassen als auf Fehler in irgend einer der Bestimmungen. Was die optischen Bestimmungen betrifft, war in dieser Gruppe die Deutlichkeit der erhaltenen Achsenbilder am schwächsten. Bei *Tubipora* und *Mopsea* ergaben sich ganz unzweifelhafte einachsige negative Achsenbilder; aber obgleich auch in einigen anderen Korallen einachsige negative Achsenbilder beobachtet wurden, so gelang das nur nach einigem Suchen, und auf ein wirklich deutliches und scharfes kamen sehr viele verzerrte, welche ebenso gut zweiachsig sein können. Durch sorgfältige Messungen von  $\omega$ , welches nie höher als 1,662 gefunden wurde, kann man aber mit einiger Sicherheit entscheiden, daß nicht etwa Aragonit vorliegt.

Der Nachweis von Conchit vermittelt Messungen von  $\varepsilon$  gelingt bei dieser Gruppe auch nur mit geringer Sicherheit. Nach langem Suchen in gepulverten Präparaten fanden sich entweder Stückchen mit einem Index kleiner als 1,523 oder nicht. War der Index kleiner, so bewies das die Gegenwart von Calcit, im anderen Falle konnte mit nicht völliger Sicherheit auf Conchit geschlossen werden. Nur bei *Heliopora*, wo Prismen erhalten wurden, die für diese Gruppe verhältnismäßig groß waren, konnte  $\varepsilon$  gut bestimmt werden, und wurde = 1,523 gefunden. Durch das Auftreten von Zwillinglamellierung und von Werten für  $\varepsilon$  zwischen 1,486 und 1,523 erst nach Erhitzen kann das Vorhandensein von Conchit unzweifelhaft nachgewiesen werden.

Die Beobachtungen, welche ich in dieser Gruppe gemacht habe, waren folgende:

Name	Specifics Gewicht	Achsenbild	Brechungsindices	Zwilling- lamellierung	Erhitzung bei 400°
<b>Hydrocorallinae</b>					
Millepora sp.	2,758	einachs. neg.	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	keine	verändert, zeigt Zwill.
Disticopora rosacea	2,781	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	verändert, zeigt Zwill. u. $\varepsilon = 1,486$
Stylaster rosacea	2,756	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	verändert, zeigt Zwill.
Acyonaria	2,709	"	$\varepsilon = 1,486, \omega = 1,658$	vorhanden	verändert, Zwill. u. $\varepsilon = 1,486$ .
Tubipora musica	2,802	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	keine	
Heliopora coerulea		"			
Pennatula phosphorea (spicula)	—		$\varepsilon = 1,486, \omega = 1,658$		keine Veränderung
Acyonium digitatum (spicula)	—		$< 1,50$	vorhanden	"
Corallum rubrum	2,709	"	$\varepsilon = 1,486, \omega = 1,658$	"	"
Mopsea sp.	—	"	$\varepsilon = 1,486, \omega = 1,658$	"	
Isis sp.	2,69	"	$\varepsilon = 1,486, \omega = 1,658$	"	
Madreporaria					
Flabellum	2,785	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	keine	ver., Zwill.
Lophohelia	2,802	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	"
Astraea	—	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	" $\varepsilon = 1,486$ .
Maendrina	2,820	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	"
Galaxea	2,781	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	"
Fungia	2,816	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	"
Eupsammia	*2,76	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	"
Dendrophyllia ranea	2,802	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	"
Madrepora	2,811	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	"
Porites		"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	"

**Hydrocorallinae.** An drei untersuchten Beispielen ergab sich aus dem specifischen Gewicht, aus den Indices und dem Verhalten beim Erhitzen, daß Conchit vorlag.

**Anthozoa. Alcyonaria.** Nadelchen von *Alcyonium digitatum* bestehen aus einem kleinen Krystallaggregat mit mehr oder weniger radialer Anordnung. Durch das Verhalten beim Erhitzen, ferner durch das Auffinden von Bruchstückchen mit  $\epsilon$  kleiner als 1,50 und mit ganz deutlicher Zwillingslamellierung dürften wir uns überzeugt halten, daß wir es mit Calcit zu thun haben.

*Pennatula phosphorea*, Nadelchen. Dieselben stellen lange Stäbchen vor, mit der Längsachse des Stäbchens parallel zur optischen Achse. Daher war es möglich,  $\epsilon$  genau zu bestimmen; der Wert dafür war 1,486, beim Erhitzen auf 400° trat auch keine Veränderung ein; folglich muß Calcit vorliegen. Bei gelindem Druck zersprangen die Nadelchen in Längsbruchstücke; es war aber unmöglich, Zwillingslamellierung hervorzurufen. Die kalkige Achse von *Pennatula* liefert ein einachsiges Achsenbild, wurde aber wegen der organischen Materie nicht weiter untersucht.

*Tubipora musica*, *Corallium rubrum*, *Isis* sp. und *Mopsea* erwiesen sich als Calcit durch das Vorhandensein von Zwillingslamellen, durch das specifische Gewicht und den Wert für  $\epsilon$ , *Heliopora* dagegen als Conchit durch das specifische Gewicht, den Wert von  $\epsilon$  und das Verhalten in der Hitze.

Alle untersuchten *Madreporaria*, sowohl *Perforata* als *Imperforata* waren Conchit, wie sich aus dem specifischen Gewicht, den Indices und aus dem Verhalten beim Erhitzen ergab.

**Stachelhäuter.** Die oben erwähnten Ergebnisse von HESSEL, LEYDOLT und v. EBNER über Spaltbarkeit, Achsenbilder und Aetzfiguren bei Echinodermenskeletten schienen deren Calcitcharakter schon sehr sicher festzustellen; demnach war es kaum nötig, neue Beobachtungen zu machen. Ich teile nur folgendes mit:

Die von organischer Substanz durch Auskochen in Kalilauge befreiten Stacheln von *Echinus* ergaben ein specifisches Gewicht von etwas weniger als 2,6, die Stacheln von *Cidaris* (fossil) 2,7. Zwillingslamellierung wurde in gepulverten Präparaten von *Echinus*-, *Ophiura*-, *Antedon*- und *Asterias*-Skeletten wahrgenommen. In *Laterna aristotelis* von recentem *Echinus*, wo krystallinischer kompakter Calcit vorkommt, waren deutlich die drei Spaltungsrichtungen des Rhomboëders zu beobachten, und

gleicherweise waren sowohl in ganzen Echinus-Stacheln als auch in Schliffen parallel zu ihrer Erstreckung, besonders in der kompakteren Außenschicht diese Spaltungen deutlich nachweisbar. Dieselben Schliffe dienten ferner zu einer sehr zuverlässigen Bestimmung von  $\varepsilon$ , welches sich  $= 1,486$  ergab. In den gepulverten Präparaten wurde der Minimalwert von  $\varepsilon$  immer zu ungefähr 1,486 gefunden,  $\omega$  stimmte immer auf 1,658. Wie v. EBNER angab, sind einachsige Achsenbilder bei Skelettgebilden aus allen 5 Klassen wahrzunehmen.

Schalengewebe von Echinus, Ophiura, Antedon und Astérias wurde auf ungefähr  $400^{\circ}$  erhitzt, das Calciumcarbonat blieb dabei ganz unverändert.

**Polyzoa ectoprocta.** Außer den Angaben von SORBY, daß wegen des spezifischen Gewichtes Polyzoenskelette aus Calcit und Aragonit bestehen müssen, habe ich keine mineralogischen Ergebnisse über diese Gruppe finden können.

Das spezifische Gewicht von Retepora war 2,654. Die Zwillingslamellierung des Calcits wurde an Skeletten von folgenden Arten wahrgenommen: Scrupocellaria reptans, Cellaria sp., Membranipora pilosa, Retepora cellulosa, Palmicellaria lorea, Lepralia sp. und Flustra sp., sowie auch die Brechungsindices  $\varepsilon = 1,486$  und  $\omega = 1,658$ . Negative einachsige Achsenbilder wurden an Scrupocellaria, Membranipora, Retepora und Palmicellaria gesehen. Der allgemeine Habitus war derjenige des Calcits, die Körnchen waren dabei meist größer und in ihrer Gestalt unregelmäßiger, als das bei Conchit gewöhnlich der Fall ist. Aus allen diesen Gründen darf man die Gerüste dieser Gruppe als Calcit bezeichnen.

**Brachiopoda.** Mit Ausnahme von SORBY's Angabe, daß alle Brachiopodenschalen Calcit sind, habe ich auch hier noch keine Notiz über ihre mineralogische Beschaffenheit finden können. Zwar schreibt VAN BEMMELEN über die Schale, aber nicht in diesem Sinne.

Ich habe nur die Schale von Terebratula untersucht und fand, daß sie aus Prismen von 0,04—0,05 mm Durchmesser besteht. Das spezifische Gewicht war 2,68; es war ferner die Spaltbarkeit unter  $45^{\circ}$  zur Längsachse der Prismen sehr deutlich; Zwillingslamellierung, desgleichen ein negativ einachsiges Achsenbild im Tangentialschliffe. Die Brechungsindices waren  $\varepsilon = 1,486$  und



$\omega = 1,658$ , daher ist ihr Calcitcharakter ganz zweifellos festgestellt.

**Mollusca.** Die Hauptfrage, die mineralogische Struktur tierischer Schalen betreffend, hat man vornehmlich mit Material aus diesem Tierstamm zu lösen gesucht, so daß die gesamte Litteratur über unser Thema sich hauptsächlich auf Mollusken bezieht.

Alle nach SORBY'S Publikation (1879) erschienenen Arbeiten über Weichtierschalen tragen wenig oder nichts zur Kenntnis der mineralogischen Struktur bei. EHRENBAUM (1884) beobachtete ein einachsiges Kreuz in der Prismenschicht von *Pinna*, ferner die Spaltbarkeit in den Prismenschichten von *Pinna* und *Mytilus*. In den Arbeiten von TULLBERG, NATHUSIUS, BLUMRICH und THIELE wird die mineralogische Struktur nicht berücksichtigt. Bemerkenswert in der Abhandlung von MOYNIER DE VILLEPOIX ist die Beobachtung, daß die Anlage der äußeren Schicht von *Anodonta* aus Krystalsphäroiden besteht. SIMROTH in BRONN'S Tierreich (1899) giebt an, daß in einigen Gastropodenembryonen die erste Anlage der Kalkschale aus Aragonit besteht, liefert aber keinen genügenden Beweis dafür.

Beobachtungen. Bei 13 sorgfältigen Bestimmungen des spezifischen Gewichtes an verschiedenen Exemplaren der Species *Cardium edule*, alle vom gleichen Fundort, ergaben sich Resultate von 2,790—2,821. Da bei ein und derselben Species im günstigsten Falle das spezifische Gewicht bis zu 0,03 differieren kann, begnügte ich mich bei der Ausführung einer großen Reihe von Bestimmungen mit Resultaten, die auf  $\pm 0,01$  stimmten, und zwar wurden diese ermittelt durch Vergleich mit einer Reihe von Lösungen, die jeweils um 0,02 differierten. Achsenbilder waren besonders leicht in Tangentialdünnschliffen in den inneren Schichten aller Muschelschalen zu finden. Viele waren genau einachsige, einige aber schwach zweiachsig mit einem Achsenwinkel von ca.  $5^{\circ}$ — $15^{\circ}$ , der aber nicht in jedem Präparat konstant war, wie dies überhaupt oft bei einachsigen Mineralien vorkommt. Die Prismenschicht innerhalb der Perlmutterschicht von *Lithodomus* zeigt zuweilen einen optischen Winkel von ungefähr  $30^{\circ}$ . Bei einigen Schneckenschalen, wo zwei sich durchkreuzende Serien von Nadelchen mit nicht genau parallelen optischen Achsen vorhanden waren, z. B. bei *Cypraea*, erschien das Achsenbild oft verzerrt, und erst bei einem sehr dünnen Schliff wurde thatsächlich der einachsige Charakter unzweifelhaft festgestellt.

## Beobachtungsreihe.

Name	Spe- fisches Gewicht	Achsenbild	Brechungsindices	Zwillings- lamellierung	Erhitzen auf 400°
<i>Lamellibranchiata</i>					
<i>Nucula radiata</i>	2,78	einachsig negativ	—	—	—
" <i>nucleus</i>	2,77	—	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	keine	verändert, Zwill.-Lam.
<i>Leda pernula</i>	2,80	einachsig negativ	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	"	—
<i>Pectunculus glycymeris</i>	2,73	"	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	"	—
<i>Arca lactea</i>	—	"	—	—	—
" <i>Deshayesii</i>	2,84	"	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	"	—
<i>Trigonia Lamarekii</i>	2,73	etwas zweiachsig	$\omega = 1,662$	"	verändert, Zwill.-Lam.
<i>Anomia</i> sp.	2,67	einachsig negativ	—	vorhanden	keine Veränderung
<i>Ostrea edulis</i> , 1) äußere Schicht	2,69	einachsig negativ	—	"	—
"    "    2) innere	2,68	—	$\omega = 1,658$	"	"
<i>Pecten opercularis</i>	2,65	"	—	"	"
<i>Lima hians</i>	2,67	"	$\varepsilon = 1,486$	"	"
<i>Mytilus edulis</i> , 1) äußere Schicht	2,70	"	$\varepsilon = 1,486$ , $\omega = 1,658$	"	"
"    "    2) innere	2,73	"	$\omega = 1,662$	"	—
<i>Pinna squam.</i> , 1) äußere	2,70	"	$\varepsilon = 1,486$ , $\omega = 1,658$	"	verändert
"    "    2) innere	2,74	"	$\omega = 1,662$	"	keine Veränderung
"    Prismen innerh. inn. Schicht	2,84	—	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	keine	verändert
<i>Astarte elliptica</i>	2,795	einachsig negativ	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	"	—
<i>Cyprina islandica</i>	2,73	"	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	"	—
<i>Lucina borealis</i>	2,845	"	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	"	—

Cyrena cor	2,831	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	—
Cyclas cornea	—	zuweilen zwei- achs. neg., auch einachs. neg.	—	—	verändert
Anodonta cygnea, 1) äuß. Schicht	2,74	etwas zweiachs. neg.	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	—	"
" 2) inn.	2,73	neg.	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	—	"
Unio margariferus	—	einachs. neg.	—	—	—
Lithodomus lithophaga	—	"	—	—	"
1) Perlmutterschicht	2,84	zuweilen zwei- achs. neg.	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	keine	Zwill.-Lam.
2) Prismen innerh. Perlm.-Sch.	2,73	mehr oder weni- ger zweiachs.	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	"
Dreissena polymorpha	—	etwas zweiachs.	—	—	—
Tellina pulchella	2,796	mehr oder weni- ger zweiachs.	—	—	—
" exigua	—	ger zweiachs.	—	—	—
Donax trunculus	2,77	einachs. neg.	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	"
Scrobicularia sp.	2,80	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	"
Macra stultorum	2,73	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	"
Venus gallina	2,81	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	"
Circe minima	—	"	—	—	—
Cytherea sp.	2,81	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	verändert, s = 2,71
Cardium edule	2,845	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	"
" oblongum	—	"	—	—	—
Chama macrophylla	2,845	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	—
Tridacna (Hippopus) maculatus	2,81	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	—

Name	Speci- fisches Gewicht	Achsenbild	Brechungsindices	Zwillings- lamellierung	Erhitzen auf 400 °
<i>Solen ensis</i>	2,82	mehr oder weni- ger neg. einachsig neg.	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	keine	—
<i>Mya arenaria</i>	2,80	neg.	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	"	—
<i>Thracia phaseolina</i>	—	"	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	"	verändert, Zwill.-Lam.
<i>Pandorina inaequivalvis</i>	2,79	"	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	"	"
1) äußere Schicht	2,75	"	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	"	"
2) innere "	2,75	"	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	"	"
<i>Gastrochaena numia</i>	2,805	"	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	"	—
<i>Saxicava rugosa</i>	2,80	"	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	"	—
<i>Pholas dactylus</i>	2,81	"	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	"	"
<i>Teredo navalis</i>		"	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	"	"
<i>Scaphopoda</i>					
<i>Dentalium elephantinum</i>	2,805	"	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	"	—
<i>Gastropoda</i>					
<i>Chiton fascicularis</i>	2,79	"	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	"	—
<i>Patella vulgata</i>	2,65	"	$\varepsilon = 1,486$ , $\omega = 1,658$	vorhanden	—
<i>Haliotis tuberculata</i>	2,75	"	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	keine	verändert



Trochus sp.	2,73	"	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	verändert, Zwill.-Lam.
Turbo sp.	2,735	"	"	$\omega = 1,662$	"	"
Nerita sp.	2,73	"	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	"
Ianthina communis	2,62	"	"	$\varepsilon = 1,486, \omega = 1,658$	vorhanden	keine Veränderung
Solarium perspectivum	2,845	"	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	—	—
Columbella mercatoria	2,80	"	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	—	—
Buccinum undatum	2,77	"	"	—	—	—
Fusus sp.	—	"	"	—	—	—
Olivula sp.	2,802	"	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	keine	—
Conus virgo	—	"	"	—	"	—
Natica sp.	—	"	"	—	"	—
Littorina littorea	2,845	"	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	—
Ampullaria sp.	—	"	"	—	"	—
Paludina vivipara	2,79	"	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	verändert, Zwill.-Lam.
Turritella sp.	—	"	"	—	—	—
Scalaria sp.	2,68	"	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	vorhanden	keine Veränderung
Vermetus sp.	2,73	"	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	keine	—
Strombus gigas	2,792	"	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	—
Aporrhais pes pellicani	2,772	"	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	—
Cypraea europaea	2,845	"	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	—
" sp.	2,845	"	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	—
Dolium galea	2,80	"	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	"	—
Carinaria cristatus	—	"	"	—	—	—
Haminea hydatitis	2,756	"	"	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	—	—
Styliola subulata	—	"	"	—	—	—
Aplysia depilans	—	"	"	—	—	—
Limnaea stagnalis	—	"	"	—	keine	—
Helix hortensis	2,73	"	"	—	"	—

Name	Speci- fisches Gewicht	Achsenbild	Brechungsindices	Zwillings- lamellierung	Erhitzen auf 400°
<i>Helix pomatia</i> <i>Bulimus</i> sp.	2,75 2,845	einachs. neg. "	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$ $\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	keine "	verändert, Zwill.-Lam. —
<i>Cephalopoda</i>					
<i>Nautilus pompilius</i>	2,688	"	$\omega = 1,662$	"	"
<i>Spirula laevis</i>	2,69	"	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	"	verändert
<i>Sepia officinalis</i>	—	"	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	"	—
<i>Opercula</i>					
<i>Turbo</i>	2,735	"	$\varepsilon = 1,523$	—	—
<i>Nerita</i>	2,73	"	$\varepsilon = 1,523$	—	—
<i>Helix</i> , Winterdeckel	2,551	"		vorhanden	—
<i>Muschelröhren</i>					
<i>Teredo navalis</i>	2,68	"	$\varepsilon = 1,486$	"	—
<i>Aspergillum vaginiferum</i>	2,805	"	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	keine	verändert, Zwill.-Lam.
<i>Gastrochaena mumia</i>	2,74	"	$\varepsilon = 1,523$ , $\omega = 1,662$	"	"

**Folgerungen.** Die Endergebnisse von ROSE und SORBY über die mineralogische Konstitution der Schale in diesem Tierkreise behalten im allgemeinen ihre Giltigkeit, sobald wir Conchit für Aragonit einsetzen.

**Blattkiemer.** Die äußeren Prismenschichten von *Pinna*, *Mytilus* und *Ostrea* bestehen ganz sicher aus Calcit, was sich aus dem specifischen Gewicht, ungefähr  $= 2,70$ , den Brechungsindices und dem Vorkommen von Zwillinglamellen beweisen läßt. Bei *Pinna* kommen als weitere Beweise hinzu das Auftreten der für Kalkspat charakteristischen Aetzfiguren beim Behandeln mit Ameisensäure, ferner die geringe Härte und die Unveränderlichkeit beim Erhitzen auf  $400^{\circ}$ . Die äußeren „Prismen“-Schichten von *Pecten* und *Anomia* waren nur bei jungen Schalen vorhanden und bestanden aus dünnen hexagonalen Tafeln parallel zur Basis. Die Tafeln waren viel zu klein, als daß sie hätten isoliert und bestimmt werden können; aber da die inneren Schichten Calcit sind, so ist es schließlich wahrscheinlicher, daß diese auch Calcit sind, als Conchit. Der Beweis dafür, daß die inneren Schichten von *Pecten* und *Anomia* sowohl als die ganze Schale von *Lima* (bei welcher Gattung in den untersuchten ausgewachsenen Exemplaren keine äußere Prismenschicht gefunden wurde) aus Calcit bestehen, ist geliefert durch das specifische Gewicht ( $2,65-2,68$ ), die Zwillinglamellierung, sowie durch das Nichteintreten einer Umwandlung beim Erhitzen und speciell bei *Lima* durch den Wert für  $\epsilon = 1,486$ .  $\epsilon$  wurde bei *Anomia*, *Pecten* und *Ostrea* nicht bestimmt wegen des Mangels von Nadeln parallel zur optischen Achse.

Die innerste Schicht fast aller übrigen Muschelschalen besteht aus einer mehr oder weniger typisch entwickelten Perlmutter-schicht — eine typische Perlmutterschicht besteht aus einer Reihe von Lamellen aus organischer Substanz, an welchen sich jeweils dünne Tafeln parallel zur Basis befinden —, doch sind in Bezug auf ihre mineralogische Zusammensetzung die äußeren und inneren Schichten gewöhnlich ziemlich ähnlich. Bei *Cyrena* zeigt sich nur ein schwacher Unterschied zwischen Innen- und Außenschicht; bei *Mactra* ist die äußerste Schicht weniger durchsichtig. Bei *Anodonta* und *Unio* aber treffen wir einen scharfen Gegensatz zwischen Innen- und Außenschicht. Die erstere hat typischen Perlmuttercharakter, die letztere ist anscheinend prismatisch; bei der Prüfung unter dem Polarisations-

mikroskop zeigt sich aber, daß wir es mit strahligen Krystallaggregaten zu thun haben, bei welchen die Aneinanderlagerung jedem einzelnen Aggregat eine polygonale Gestalt verleiht (Fig. 1). *Dreissena* hat einen ganz ähnlichen Schalenbau, nur mit dem Unterschied, daß keine so deutliche Abgrenzung zwischen äußerer und innerer Schicht oder zwischen den strahligen Aggregaten unter sich besteht.

Da sich also im allgemeinen kein scharfer mineralogischer Gegensatz zwischen den äußeren und inneren Gehäuseschichten zeigte, so wurde in der Regel nur der innere Teil der Schalen untersucht, weil er wegen seiner dichteren Beschaffenheit und regelmäßigeren Anordnung das günstigere Untersuchungsobjekt war. Nur bei *Anodonta* und *Pandorina* wurden beide Schichten einer Untersuchung unterworfen. Bei allen Perlmutter-schichten, ebenso bei der äußeren Schicht von *Anodonta* ergaben Beobachtungen über das spezifische Gewicht und über das Verhalten unter dem Mikroskop und beim Erhitzen den vollgiltigen Nachweis von Conchit. Bei *Pandorina* ist außerhalb der Perlmutterschicht eine Prismenschicht vorhanden, die derjenigen von *Pinna* zu gleichen scheint, aber das spezifische Gewicht und das Verhalten unter dem Mikroskop und beim Erhitzen führen zu dem Resultat, daß die Prismen aus Conchit bestehen. Sie sind den innerhalb der Perlmutterschicht bei *Lithodomus* und mitunter auch bei *Pinna*, sowie bei *Haliotis* unter den Gastropoden gefundenen kleinen Prismen ganz ähnlich, und ebenso wie bei diesen liegen ihre Achsen parallel zu den Achsen der Tafeln in der Perlmutterschicht.

**Scaphopoda.** Die *Dentalium*-Schale wurde durch die Indices und das spezifische Gewicht als Conchit erkannt.

**Gastropoden.** Bei der überwiegenden Mehrzahl der Schnecken erwiesen sich die Schalen hauptsächlich durch das spezifische Gewicht und die Brechungsindices als Conchit, nur *Patella*, *Ianthina* und *Scalaria* haben Calcitschalen, wie sich aus dem Vorhandensein von Zwillingslamellen, sowie aus den mit Kalkspat übereinstimmenden Befunden der Indices und des spezifischen Gewichtes ableitet. MEIRS giebt an, daß einige Körnchen aus dem Callus von *Velates*, einer fossilen Neritide, Calcit sind. Dies kann auf eine Veränderung beim Versteinerungsprozeß zurückzuführen sein, aber bis zu einer erschöpfenden Untersuchung der Molluskenschalen ist es nicht ausgeschlossen, daß ein Teil einer



der Hauptmasse nach aus Conchit bestehenden Schale Calcit sein kann.

Perlmutterschichten, welche mit jenen in Muschelschalen vollkommen vergleichbar sind, liegen nur bei *Haliotis*, *Trochus* und *Turbo* vor. Die allgemeine Struktur der Schneckenschalen gleicht mehr derjenigen von *Strombus*, die Nadeln haben eine Auslöschungsschiefe von ca.  $60^\circ$ , ihre Längsachse ist ca.  $40^\circ$  zu der Oberfläche geneigt, und es giebt deren zwei Serien, die sich unter ca.  $100^\circ$  kreuzen (Fig. 4).

**Cephalopoda.** *Nautilus* und *Spirula* zeigen typische Perlmutterschichten, die beim Erhitzen eine Umwandlung erlitten; der Wert für  $\epsilon$  stimmt bei *Spirula* und *Sepia* auf Conchit, daher müssen sie aus Conchit bestehen, obgleich sie ein niedrigeres spezifisches Gewicht aufweisen als Calcit. Aehnlich wie *Ianthina*, auch eine schwimmende Form, von den übrigen Gastropoden, unterscheidet sich auch *Argonauta argo* von den anderen Cephalopoden dadurch, daß ihre Schale aus Calcit besteht, wie es aus der Zwillingslamellierung ersichtlich ist.

**Schalen von Weichtierembryonen und Larven.** Bemerkenswerter Weise kann gerade in den Fällen, in denen die Schale des erwachsenen Tieres Conchit ist, diejenige des Embryos und der Larven aus Calcit bestehen. Die Schalen der Glochidia von *Anodonta* und jugendlicher Formen von *Dreissena* zeigen keine Umwandlung beim Erhitzen auf  $400^\circ$ , müssen demnach als Calcit angesehen werden. Die Jugendform vom *Ianthina*, deren erwachsene Exemplare Calcitschalen haben, ließen, in der angegebenen Weise geprüft, ebenfalls Calcit erkennen.

**Schneckendeckel.** Die Deckel von *Turbo* und *Nerita* sind kalkig, und nach ihrem spezifischen Gewicht und nach ihren Indices bestanden sie aus Conchit. Der Winterdeckel von *Helix pomatia* besteht jedoch aus Calcit, was am deutlichsten aus der Zwillingslamellierung zu ersehen ist. Es ist ferner beachtenswert, daß er Phosphateinlagerungen enthält wie die Vogeleierschalen.

Das *Spiculum amoris* von *Helix* ist negativ einachsigt, der Wert für  $\epsilon$  ist vor dem Erhitzen = 1,523, nachher sinkt er auf 1,486, demnach ist es als Conchit anzusehen.

**Muschel- und Chätopodenröhren.** Es wurden untersucht die von *Teredo* aus der Gruppe der Pholadiden, sowie die von *Gastrochaena* und *Aspergillum* aus den von *Gastrochae-*

niden erzeugten Röhren, und zwar mit dem Ergebnis, daß *Teredo* aus Calcit besteht (specifisches Gewicht, Zwillingslamellierung, Indices), während *Aspergillum* und *Gastrochaena* sich als Conchit erwiesen (specifisches Gewicht, Indices und Verhalten bei höherer Temperatur). An der Röhre von *Serpula* fand ich, daß sie aus sehr kleinen prismatischen Nadeln besteht; deren Conchitnatur ergibt sich aus dem specifischen Gewicht 2,793 und aus den Indices  $\varepsilon = 1,523$  und  $\omega = 1,662$ . In allen untersuchten Röhren waren die Nadeln im allgemeinen senkrecht zur Oberfläche angeordnet, was bewiesen wurde durch die Achsenbilder (einachsig und negativ), welche im Tangentialschliff beobachtet wurden.

**Crustacea.** Die einzige mir bekannte frühere Angabe über die mineralogische Beschaffenheit der Crustaceenpanzer ist von SORBY, nämlich daß sie wahrscheinlich aus Calcit bestehen.

Beobachtungen. Große Schwierigkeiten verursachte die vorhandene organische Substanz, welche nicht einmal mittelst Eau de Javelle so vollständig beseitigt werden konnte, daß man gute Bestimmungen hätte ausführen können. Sowohl deshalb, als wegen des vorhandenen  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  hat die Bestimmung des specifischen Gewichtes geringen Wert. Das Verhalten des  $\text{CaCO}_3$  in der Hitze wurde in gleicher Weise oft verschleiert; soweit sich erkennen ließ, trat beim Erhitzen keine Umwandlung des  $\text{CaCO}_3$  ein, aber wegen der Veränderung des gesamten Aussehens durch Verkohlung könnte möglicherweise eine Umwandlung übersehen worden sein.

Name	Specifisches Gewicht	Achsenbild	Brechungsindices	Zwillingslamellierung	Erhitzen auf 400
Cypris		einachsig neg.	—	—	unverändert
Lepas anatifera	2,64	" "	$\varepsilon = 1,486, \omega = 1,658$	vorhanden	"
Balanus tintinnabulum	2,62	" "	$\varepsilon = 1,486, \omega = 1,658$	"	"
Oniscus asellus	—	" "	—	"	—
Homarus vulgaris		" "	$\varepsilon = 1,486, \omega = 1,658$	—	—
Cancer pagurus	unter 2,4	" "	$\varepsilon = 1,486, \omega = 1,658$	—	—

Einachsige Achsenbilder wurden auch bei folgenden Arten gesehen:

Gammarus locusta,	Remipes sp.,
Nerocila maculata,	Eupagurus bernhardus,
Idotea entomon,	Dromia vulgaris,
„ ungulata,	Porcellana sp.,
Palinurus sp.,	Portunus sp.
Galathea sp.,	

Folgerungen. Die kleinen Schalen von Cypris zeigten keine Umwandlung beim Erhitzen und bestehen daher aus Calcit.

Die Cirripedia haben einen sehr hohen Gehalt an  $\text{CaCO}_3$ ; bei *Lepas* treffen wir nach SCHMIDT 96,01 Proz. Kalksalze, wovon 0,67 Proz.  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  ist. In *Balanus* findet sich nach SCHLOSSBERGER 41,3 Proz.  $\text{CO}_2$ , dies würde 93,86 Proz.  $\text{CaCO}_3$  entsprechen.

Die specifischen Gewichte sind 2,64 resp. 2,62, passen somit gut zu Calcit, sowie auch die Indices. Folglich ist das Vorhandensein von Calcit bewiesen; dies ist ferner konstatiert durch die Beobachtung von Zwillingslamellierung und das Ausbleiben einer Umwandlung beim Erhitzen.

*Oniscus* unterscheidet sich von den anderen Isopoden durch den verhältnismäßig hohen Gehalt an  $\text{CaCO}_3$ . Zwillingslamellen waren sehr deutlich zu sehen, die zum Nachweis von Calcit ausreichten.

Unter den Decapoden dienten *Cancer* und *Homarus* und die sogen. „Krebseugen“ von *Astacus* als Untersuchungsmaterial, allein die Beobachtungen fielen wegen des hohen Gehaltes an organischer Substanz (nach älterer Angabe in SCHLOSSBERGER's Thierchemie für *Homarus* 23—45 Proz.) nicht genau aus. Es konnten wegen der organischen Struktur Zwillingslamellen nur an den „Krebseugen“ wahrgenommen werden, welche daher als Calcit anzusehen sind. Die Bestimmung von  $\epsilon$  bei *Cancer* und *Homarus* ergab jedoch einen mit Calcit übereinstimmenden Wert; wir schließen daraus, daß *Cancer*- und *Homarus*-Panzer auch aus Calcit bestehen.

In allen untersuchten Crustaceen-Panzern wurde also Calcit und zwar nur dieser gefunden.

**Otolithen.** KOKEN (1884) sagte, daß Otolithen von Teleostiern Calcit seien, lieferte aber dafür keinen direkten Beweis.

Der Otolith von *Gadus* wurde ziemlich eingehend untersucht. Er bestand aus 95,26 Proz. Mineralsubstanz [ $\text{CaCO}_3$  und  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ ], wovon 92,41 Proz.  $\text{CaCO}_3$  war. Das specifische

Gewicht wurde zu 2,74 gefunden. Tangentialschliffe gaben einachsige negative Achsenbilder. Man konnte durch Druck einzelne Prismen bekommen, an denen die Werte für  $\varepsilon$  und  $\omega$  sehr genau bestimmt werden konnten, und zwar wurde  $\varepsilon = 1,523$ ,  $\omega = 1,662$  gefunden. Bei höherer Temperatur fand eine Umwandlung statt, wobei der ganze Otolith zerfiel. Zwillingslamellen wurden erst nach dem Erhitzen sichtbar, und der Wert von  $\varepsilon$  ist nunmehr 1,486, gleich demjenigen von Calcit.

Daraus schließen wir, daß er aus Conchit besteht.

Die den Otolith zusammensetzenden Conchitnadeln waren in Kolumnen angeordnet; sowohl die Kolumnen als die Nadeln standen im allgemeinen senkrecht zur Oberfläche; jede Kolumne zeigte aber eine strahlige Anordnung der Nadeln, so daß im Tangentialschliff der einzelnen Kolumne zwischen gekreuzten Nicols ein Kreuz gesehen wurde, welches demjenigen in der „Prismenschicht“ von *Anodonta* gleicht, nur daß in Otolithen die Kolumnen ungefähr 0,85 mm Durchmesser besitzen, während bei *Anodonta* der Kolumnendurchmesser nur 0,03—0,075 mm beträgt.

Die in den Otocysten von *Sturio* gefundenen Konkretionen glichen dem Otolithen von *Gadus* nicht, eher den Konkretionen, welche man in der vorderen Oesophagealdrüse des Regenwurmes antrifft, indem beide ein spezifisches Gewicht von ungefähr 2,715 und Zwillingslamellierung zeigten, daher waren sie als Calcit anzusehen.

In den Otocysten des Frosches und in den SWAMMERDAM'schen Drüsen fanden sich kleine, linsenförmige Stäbchen, die gerade Auslöschung zeigten. Die in den Otocysten sind etwas größer, sonst gleichen sie sich in allen Eigenschaften. Die in den SWAMMERDAM'schen Drüsen gefundenen Nadeln sind durch ROSE (1858) beschrieben worden, welcher sie für Aragonit hielt. Wegen ihrer Umwandlung beim Erhitzen, durch welches  $\varepsilon$  auf 1,486 sinkt und die Zwillingslamellierung des Calcits hervorgerufen wird, sind sie entweder Conchit oder Aragonit, wobei die Brechungsindices eher auf Conchit schließen lassen. Ähnliche Nadeln, welche ROSE in den Otocysten von *Protopterus* und in dem Halssack des Geckos fand, sind aller Wahrscheinlichkeit nach gleichfalls Conchit, speciell bei *Gecko* beobachtete ROSE eine beträchtliche Erniedrigung des spezifischen Gewichtes beim Erhitzen.

**Eierschalen.** Ueber den mineralogischen Charakter der Eierschalen konnte ich in der Litteratur nur bezüglich der Gattung *Helix* Angaben finden.



TURPIN (1832) beschrieb die Eierschalen von *Helix aspera* und *hortensis*, wobei er angibt, daß durch Druck Rhomboëder erhalten werden. ROSE (1858) fand, daß TURPIN's Resultate auch für *Helix pomatia* gelten: es soll sich bei dieser Species eine Gruppierung von Hauptrhomboëdern des Kalkspats finden, die alle mit ihrer Hauptachse senkrecht zur Oberfläche stehen. Man kann die drei Endkanten in den Rhomboëdern meistens deutlich erkennen und sieht dabei, daß sie alle in den verschiedenen Rhomboëdern eine verschiedene Lage haben. Innerhalb der diese Rhomboëder enthaltenden Schicht befindet sich „eine dünne, weiße Haut, welche einzelne Krystalle von Kalkspat enthält, die aber in der Regel undeutlich und unvollkommen sind“. Die organische Struktur und der gesamte Habitus der Vogel- und Reptilieneierschalen sind sehr ausführlich durch NATHUSIUS beschrieben worden, der es jedoch nicht für möglich zu halten vermochte, daß dieselben Krystallkörner enthalten sollten, welche irgendwelchen unorganischen Ablagerungen analog wären.

Beobachtungen. Obgleich die Eierschalen des Straußes, des Alligators und des Haushuhnes in Aethylendibromid und Bromoform ausgekocht, Schalen und Mischung alsdann einige Stunden lang unter den Recipienten der Luftpumpe gestellt und ebenso lange auf  $80^{\circ}$  erhitzt wurden, erreichte aus irgend einem Grunde der Wert für das spezifische Gewicht nach Abrechnung der organischen Substanz nur 2,6. Zwillingslamellierung wurde in allen Eierschalen außer bei Schildkröten-eiern wahrgenommen. An zerbrochenen Eierschalen wurden meistens glänzende Rhomboëderspaltungsflächen wahrgenommen. Alle Eierschalen, diejenigen von Schildkröten ausgenommen, geben im Tangentialschliff ein negatives einachsiges Achsenbild. Die Hauptachsen der Körner waren nahezu senkrecht zur Oberfläche, wenigstens insoweit, als zu einer guten mikroskopischen Bestimmung von  $\varepsilon$  in radialen Schliffen nötig ist. Beim Straußenei, wo im äußeren Teile der Schale die Körnchen mit ihren optischen Achsen fast genau parallel zu einander und senkrecht zur Oberfläche stehen, war es möglich, an einem polierten Tangentialschliff durch die Methode der Totalreflexion nach WOLLASTON Werte für  $\varepsilon$  und  $\omega$  zu erhalten. Dieselben waren  $\varepsilon = 1,485$  und  $\omega = 1,656$ , stimmten also mit denen des Calcits innerhalb der Versuchsfehlergrenzen überein. Mit Ausnahme der Schildkröteneier erleiden Eierschalen keinerlei Umwandlung bei  $400^{\circ}$  C, nur daß die organische Substanz verkohlt. Bei Schildkröteneiern tritt eine

nachweisbare Umwandlung ein, die hinsichtlich der Prismen durch die Aenderung des Wertes  $\varepsilon$  von 1,523 auf 1,486 charakterisiert ist.

### Beobachtungsreihe.

Name	Speci- fisches Gewicht	Achsenbild	Brechungsindices	Zwillings- lamellierung
<b>Mollusca</b>				
Ampullaria sp.	—	einachsig neg.	—	vorhanden
Helix pomatia	—	" "	$\omega = 1,658$	"
Bulimus oblongus	2,599	" "	$\varepsilon = 1,486, \omega = 1,658$	"
<b>Reptilia</b>				
Emys sp.	2,757	—	$\varepsilon = 1,523, \omega = 1,662$	keine
Alligator sp.	2,572	" "	$\varepsilon = 1,486, \omega = 1,658$	vorhanden
<b>Aves</b>				
Struthio	2,553	" "	$\varepsilon = 1,486, \omega = 1,658$	"
Emu	2,5	" "	$\varepsilon = 1,486, \omega = 1,658$	"
Gallina domestica	2,465	" "	$\varepsilon = 1,486, \omega = 1,658$	"
Anser sp.	2,54	" "	$\varepsilon = 1,486, \omega = 1,658$	"
Alca sp.	2,4	" "	$\varepsilon = 1,486, \omega = 1,658$	"
Larus sp.	2,4	" "	$\varepsilon = 1,486, \omega = 1,658$	"
Pica sp.	2,3	" "	$\varepsilon = 1,486, \omega = 1,658$	"

Die Schildkröteneierschale steht einzig unter allen untersuchten Eierschalen da, insofern sie aus Conchit besteht (durch das spezifische Gewicht, die Brechungsindices und das Verhalten beim Erhitzen nachgewiesen). Die Nadeln sind zu Krystalsphäroiden von ungefähr 0,17 mm Durchmesser angeordnet. Phosphatkörnchen bilden konzentrische Ringe um den Mittelpunkt eines jeden Krystalsphäroids (Fig. 5).

Alle übrigen untersuchten kalkigen Eierschalen gleichen einander in der allgemeinen Struktur und in ihrem Aufbau aus Calcit. Die innerste Schicht aller Eierschalen, die „Mammillarschicht“ (von NATHUSIUS), ist mehr oder weniger genau sphärolithisch und gleicht darin den Schildkröteneierschalen. Dies führte zu der Idee, daß die Innenschicht auch darin den Schildkröteneierschalen gleichen und sich von der Außenschicht dadurch unterscheiden möchte, daß sie aus Conchit besteht. Daß dies bei Bulimus-

oder Straußeneierschalen, wo die Struktur am leichtesten zu ermitteln war, nicht der Fall ist, zeigen sowohl das Vorkommen von Zwillingsslamellen und Werte für  $\varepsilon$ , die viel kleiner sind als 1,523, als der ganze Habitus der Krystallkörnchen. Betrachtet man die Innenfläche von *Bulimus oblongus*- oder *Alligator*-Eierschalen, so erscheint diese Schicht nicht durchweg gleichartig, sondern zusammengesetzt aus mehr oder weniger deutlich abgegrenzten weißen Flecken. Bei Vogeleierschalen kann dies wegen der größeren Menge organischer Substanz und der Kügelchen von  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  weniger leicht wahrgenommen werden. Ein Tangentialschliff von *Bulimus* zeigt, daß jeder weiße Fleck aus strahlig gruppierten Krystallkörnchen besteht, die nicht nadelförmig, sondern von einiger Dicke, sogar Rhomboëder sind. Demzufolge ist das zwischen gekreuzten Nicols beobachtete Kreuz von viel unregelmäßigerem Charakter als das bei Schildkröten aufzufindende. Bei *Alligator* und den meisten Vögeln kann man wegen der Phosphatkörnchen weiter nichts herausbekommen, als daß die Aggregate strahlig gruppiert sind, aber beim Straußenei sind die Sphärolithen etwas kleiner als bei *Bulimus*, sonst sind sie ganz ähnlich. Eine solche Mammillarschicht, wie bei *Bulimus*, bildet fast die gesamte Eierschale von *Ampullaria*, und die ganze Eierschale von *Helix*, wobei die Aggregate eine ziemlich zusammenhängende Hülle um das Ei bilden, und die Körnchen verhältnismäßig groß, manchmal rhomboëdrisch und öfters Zwillingbildungen sind. Wie ROSE angiebt, sollen die Hauptachsen senkrecht zur Oberfläche stehen; dies ist aber nur einigermaßen zutreffend, weil in einem Tangentialschliff der Austritt der Achse nicht immer senkrecht ist, sondern oft ziemlich schief.

Die Außenschichten aller Eierschalen sind alle sehr gleichartig und bestehen aus unregelmäßig gestalteten Kalkspatkörnchen, deren Hauptachsen ungefähr senkrecht zur Oberfläche stehen. Die Gruppierung derselben ist durchaus vergleichbar mit derjenigen, wie man sie in Krustenbildungen von  $\text{CaCO}_3$  an Schilfrohr etc. in Flüssen von Derbyshire gefunden hat.

Die Radialschliffe verschiedener Eierschalen zeigen untereinander verhältnismäßig geringe Verschiedenheit. *Ampullaria* hat außer der inneren Mammillarschicht eine dünne, aus unregelmäßigen, locker aneinander gelagerten Prismen bestehende Schicht. Die Eierschalen von *Bulimus*, *Alligator*, Strauß, Huhn und Gans haben unregelmäßige, dicht aneinander gelagerte Prismen, nur daß beim Strauß die Prismen verhältnismäßig viel



länger sind (Fig. 9). Eierschalen von Emu besaßen in den untersuchten Exemplaren außerhalb der Mammillarschicht 4 Schichten; in der Reihenfolge von innen nach außen kam zuerst eine Schicht, vergleichbar der Außenschicht der Hühnereierschale, sodann folgte eine Schicht aus viel größeren Körnchen; alsdann reihte sich eine lose, unregelmäßige Schicht kleiner Körnchen an, und schließlich ganz außen eine sehr regelmäßige Prismenschicht (Fig. 10). Man kann sogar mit dem bloßen Auge diese 5 Schichten unterscheiden, denn die beiden inneren sind weiß, die Schicht aus großen Körnchen blau, die unregelmäßige Schicht weiß, und die äußerste Prismenschicht dunkel grünlich-braun.

Diejenigen Punkte, in welchen Radialschliffe sich voneinander unterscheiden, sind die Größe und Verbreitung der Einlagerungen von  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  und der Gehalt an organischer Substanz (bei *Bulimus* 4,5 Proz., bei *Alligator* und *Huhn* 4,2 Proz. und bei dem *Strauß* 3,37 Proz.). Bei *Bulimus* und *Alligator* sind die Phosphatkügelchen anscheinend von ziemlicher Größe, oft wegen Anhäufung mehrerer Kügelchen. In Vogeleierschalen sind die Kügelchen klein, am größten bei Alken. Sie sind thatsächlich in die Calcitkörnchen eingebettet, denn man kann am Rande von Bruchstücken die Höhlungen sehen, aus denen die Kügelchen herausgefallen sind, wie es auch am Operculum von *Helix* wahrgenommen werden kann. Im allgemeinen kann man als Regel feststellen, daß die Kügelchen häufiger in der inneren Schicht der Eierschalen sind als in der äußeren (Fig. 8); weitaus am seltensten treten sie uns in der mittleren Schicht von Straußeneierschalen entgegen. Hier haben wir unregelmäßig mehrkantige Prismen, und in jedem findet sich bei der Betrachtung eines Querschliffes ein gewöhnlich dreieckiger Kern mit vielen Kügelchen und eine äußere Zone aus klar durchsichtigem  $\text{CaCO}_3$ . Das Aussehen, wie es sich im allgemeinen darbietet, ist schon durch NATHUSIUS sorgfältig beschrieben und abgebildet worden. Eine zulässige Erklärung genannter Erscheinungen ist die, daß in den ersten Stadien der Schalenbildung viel Phosphat ausgeschieden wird, daher enthalten die anfänglich entstandenen Krystalle viel Phosphat, aber sie sind entweder schon von vornherein untereinander nicht zusammenhängend oder sie wurden erst während des Wachstumsprozesses auseinandergerückt. Später wird weniger Phosphat ausgeschieden, und es erfolgt eine parallele Fortwachsung, um eine dichte Schale zu bilden, durch Anlagerung reinen Kalkspats an den mit Einsprenglingen erfüllten.



Die organische Substanz durchzieht wie ein feines Netzwerk die gesamte Substanz der Krystallkörnchen in den Eierschalen von *Bulimus*, *Alligator* und der Vögel. Durch vorsichtige Entkalkung mittels einer schwachen Lösung von Pikrinsäure und Nigrosin in verdünntem Alkohol können Dauerpräparate der organischen Substanz erhalten werden. Sie findet sich immer besonders reichlich in der Umgebung der Phosphatkügelchen, bei Alkeneierschalen z. B. sieht man deren Umrisse in der nach der Entkalkung zurückbleibenden organischen Substanz. In der mittleren Schicht der Straußeneierschale erscheinen die im tangentialen Schalenschliff gesehenen undurchsichtigen Dreiecke nach der Entkalkung als opake Stellen, an denen ganz vorzugsweise organische Substanz angehäuft ist. Es zeigt sich ferner, daß in derselben Schale die Phosphatkügelchen einigermaßen in Reihen parallel zur Oberfläche angeordnet sind (Fig. 9); man sieht nämlich nach



Fig. 1. Straußeneierschale. Entkalkter Radialschliff  $\times 18$ . Zeigt das Netzwerk von organischer Substanz, das überall in den Körnchen vorhanden ist. Besonders reichlich findet sich dasselbe in der Mammillarschicht, in den phosphathaltigen Kernen der Körnchen und in Linien parallel zur Oberfläche.

der Entkalkung und Färbung in der organischen Substanz entsprechende dunkle Linien, welche ebenfalls parallel zur Oberfläche verlaufen (Textfig. 1). Die Eierschale von *Helix* unterscheidet sich von jenen der Gattung *Bulimus*, der Reptilien und Vögel darin, daß es unmöglich ist, in der Substanz der Krystallkörner selbst irgendwelche organische Substanz nachzuweisen. Ein entkalkter Schliff zeigt innen und außen eine strukturlose Membran und dazwischen ein Netzwerk von weniger dichtem Gewebe mit leeren Räumen, in denen die Körnchen ge-

wesen waren (Textfig. 2.). Vielleicht ist dieses Verhalten charakteristisch für Mammillarschichten überhaupt, so daß die *Helix*-Eierschale sich nur wie eine solche verhält.

Tangentialschliffe von Eierschalen machen im parallelen polarisierten Licht den Eindruck eines körnigen Aggregates ohne irgend welche einheitliche Orientierung, denn obgleich die Körnchen alle annähernd parallel zur Basis getroffen werden, sind die Winkel, welche die Achsen der einzelnen Krystalle untereinander bilden, groß genug, um zu verursachen, daß jedes Körnchen eine andere Farbe zeigt. Sie unterscheiden sich voneinander in ihrem Aussehen ein wenig mehr als die Radialschliffe, hauptsächlich was den

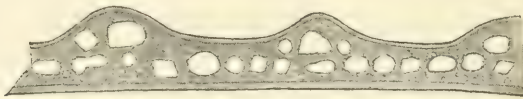


Fig. 2. Eierschale von *Helix pomatia*. Entkalkter Radialschliff  $\times 135$ . Zeigt das innere und äußere Häutchen und die Hohlräume, in denen die Krystallkörnchen waren.

Grad der Regelmäßigkeit ihrer Körnchenumrisse anbelangt. Bei *Bulimus* sind einige Körnchen dreieckig; die Umrisse sind gewöhnlich polygonal und die Begrenzung geradlinig. Beim Alligator und in der Schicht der Emu-Eierschale mit den größten Körnchen sind die Umrisse nicht viel komplizierter; in den Vogeleierschalen ist im allgemeinen die Körnchenbegrenzung höchst kompliziert und außerordentlich zackig, z. B. Hühnereierschale (Fig. 6). Ferner unterscheiden sich die Körner bezüglich ihres Durchmessers; derselbe beträgt beim Strauß, Alligator und Emu 0,2 bis 0,3 mm, beim Huhn, bei *Bulimus* und bei der Gans nur 0,1 bis 0,2 mm.

Anscheinend wird die Größe der Körnchen durch kleine Unterschiede in den obwaltenden Bedingungen beeinflusst. So waren z. B. die Körnchen in den Hühnereierschalen aus der Londoner Gegend viel größer und von viel komplizierterem Umriß als in den Schalen der Eier, welche man in München zu kaufen bekommt. Thatsächlich bestand hinsichtlich des Aussehens im Tangentialschliff zwischen diesen beiden Sorten von Hühnereierschalen ein ungefähr ebenso großer Unterschied, wie man ihn beim Vergleich von Schalen aus systematisch möglichst verschiedenen Vogelarten wahrnehmen kann.

**Zusammenfassung.** Als Resumé über die bereits erörterte Verbreitung des Calcits und Conchits im Tierreich diene folgendes. Mit Rücksicht darauf, daß der mineralogische Charakter tierischer Schalen keine strenge Abhängigkeit von der systematischen Stellung zeigte, ist es wahrscheinlich, daß ein erschöpfendes Studium von Schalen aus allen einzelnen Tierstämmen noch Ergänzungen der Resultate liefern wird, welche sich auf die Untersuchung von etwas über 150 Arten gründet, aber sie in ihren Grundzügen kaum ändern kann.

Foraminifera perforata Calcit.

Kalkschwämme Calcit.

Hydrocorallinae Conchit.

Alcyonaria Calcit, nur Heliopora Conchit.

Madreporaria Conchit.

Echinodermata Calcit.

Polyzoa ectoprocta Calcit.

Brachiopoda Calcit.

Mollusca, Lamellibranchia Conchit, nur Anomia,

Ostrea, Pecten und Lima und Außenschichten von

Pinna und Mytilus Calcit.

Scaphopoda Conchit.

Gastropoda Conchit, nur Patella, Ianthina und

Scalaria Calcit.

Cephalopoda Conchit, nur Argonauta Calcit.

Deckel von Turbo und Nerita Conchit, von Helix Calcit.

Röhre von Teredo Calcit, von Gastrochaena,

Aspergillum und Serpula Conchit.

Crustacea Calcit.

Otolithen von Teleostei und Amphibia Conchit,

von Sturio Calcit.

Eierschalen von Mollusken, Reptilien und

Vögeln Calcit, nur Emys Conchit.

### Litteraturverzeichnis.

---

- DE LA BÈCHE, 1834, Researches on theoretical geology, London.
- VAN BEMMELLEN, 1883, Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau der Brachiopoda testicardinia. Jenaische Zeitschr., Bd. XVI.
- BIDDER, 1898, The skeleton and classification of Calcareous Sponges. Proc. Royal Soc. London; Vol. LXIV.
- BLUMRICH, 1890, Das Integument der Chitonen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LII.
- BOURNE, G. C., 1899, Studies on the structure and formation of the Calcareous Skeleton of the Anthozoa. Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. XLI.
- DE BOURNON, 1808, Traité complet de la chaux carbonatée et de l'aragonite, Vol. I, London.
- v. BUCH, 1828, Ueber Silifikation organischer Körper. Abh. der Berliner Akad.
- CORNISH and KENDALL, 1883, Aragonite shells in the coralline crag. Geol. Mag.
- 1888, Mineralogical constitution of calcareous organisms. Geol. Mag.
- v. EBNER, 1875, Untersuchungen über das Verhalten des Knochengewebes im polarisierten Lichte. Sitz.-Ber. der Wiener Akad., Bd. LXX, Abt. 3.
- 1877, Ueber RANVIER's Darstellung der Knochenstruktur nebst Bemerkungen über die Anwendung eines Nicols bei mikroskopischen Untersuchungen. Sitz.-Ber. der Wiener Akad., Bd. LXXV.
- 1887, Ueber den feineren Bau der Skeletteile der Kalkschwämme nebst Bemerkungen über Kalkskelette überhaupt. Sitz.-Ber. der Wiener Aad., Bd. XCV.
- EHRENBAUM, 1885, Untersuchungen über die Struktur und Bildung der Schale der in der Kieler Bucht häufig vorkommenden Muscheln. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLI.
- FOOTE, H. W., 1900, Ueber die physikalisch-chemischen Beziehungen zwischen Aragonit und Calcit. Zeitschr. phys. Chemie, Bd. XXXIII.



- FOWLER, G. H., 1885, The anatomy of the Madreporaria, I. Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. XXV.
- 1886, idem, II. Ibidem, Vol. XXVII.
- 1887, idem, III. Ibidem, Vol. XXVIII.
- 1888, idem, IV. Ibidem, Vol. XXVIII.
- 1890, idem, V. Ibidem, Vol. XXX.
- V. GÜMBEL, 1884, Ueber die Beschaffenheit der Molluskenschale. Zeitschr. geol. Ges., Bd. XXXVI.
- HESSEL, 1826, Einfluß des organischen Körpers auf den anorganischen, Marburg.
- KELLY, AGNES, 1900, Ueber Conchit. Sitz.-Ber. der bayer. Akad. Bd. XXX.
- 1900, Conchite. Mineralogical Magazine, Vol. XII.
- KENDALL, 1896, On the cause of the Bathymetric Limit of Pteropod Ooze. Rep. Brit. Ass.
- KLEMENT, 1894, Ueber die Bildung des Dolomits. Tschm. miner.-petr. Mitt., Bd. XIV.
- V. KOCH, 1882, Ueber die Entwicklung des Kalkskelettes von Asteroides calycularis etc. Mitt. aus Zool. Stat. Neapel, Bd. III.
- KOKEN, 1884, Ueber Fischotolithen. Zeitschr. geol. Ges., Bd. XXXVI.
- LACROIX, 1898, Sur la Ktypeite, nouvelle forme de carbonate de calcium, différente de la calcite et de l'aragonite. Comptes rendus.
- LEYDOLT, 1856, Ueber die Struktur und Zusammensetzung der Krystalle des prismatischen Kalkhaloids nebst Anhang über die Struktur der kalkigen Teile einiger wirbellosen Tiere. Sitz.-Ber. der Wiener Akad., Bd. XIX.
- MINCHIN, 1898, On the origin and growth of the triradiate and quadriradiate spicules in the family Clathrinidae. Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. LX.
- V. NATHUSIUS, 1868, Ueber die Hüllen, welche den Dotter des Vogeleies umgeben. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XVIII.
- 1869, Nachträge zu Obigem. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XIX.
- 1870, Ueber die Struktur der Moa-Eierschalen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XX.
- 1877, Untersuchungen über nicht celluläre Organismen, Berlin.
- NECKER, 1839, Note sur la nature minéralogique des Coquilles terrestres, fluviatiles et marines. Ann. Sci. nat., sér. 2, Zoologie, T. XI.
- Ogilvie, MARIA M., 1896, Microscopic and systematic study of Madreporarian types of Corals. Phil. Trans. Royal Society London, Vol. CLXXXVII B.
- OSTWALD, 1896, Studien über die Bildung und Umwandlung fester Körper, I. Zeitschr. phys. Chemie, Bd. XXII, S. 309.
- ROSE, GUSTAV, 1837, Ueber die Bildung des Kalkspats und des Aragonits. Pogg. Ann., Bd. XLII.
- 1856, Ueber die heteromorphen Zustände der kohlensauren Kalkerde. Erste Abhandlung. Abh. der Berliner Akad. Bd. XXXV, N. F. XXVIII.

- ROSE, GUSTAV, 1858, Ueber die heteromorphen Zustände der kohlen-sauren Kalkerde. Zweite Abhandlung. Vorkommen des Aragonits und Kalkspaths in der organischen Natur. Abh. der Berliner Akad.
- 1860, Dritte Abhandlung. Monatsber. der Berliner Akad.
- SCHLOSSBERGER, 1856, Thierchemie. Erste Monographie: Die Knorpel und Knochen. Zweite Monographie: Die Bindegewebe. Die kohlen-sauren Erden im Thierreich.
- SCHMIDT, C., 1845, Zur vergleichenden Physiologie der wirbellosen Thiere, Braunschweig.
- SIMROTH, 1899, BRONN's Tierreich, Bd. III, S. 246.
- SOLLAS, 1885, Physical characters of calcareous and siliceous sponge-spicules. Sci. Proc. Royal Dublin Soc., Vol. IV.
- 1886, Note on the artificial deposition of crystals of calcite on spicules of a Calcsponge. Sci. Proc. Royal Dublin Soc., Vol. V.
- SORBY, 1879, Presidential Address. Quart. Journ. Geol. Sol.
- THIELE, 1893, Ueber die Molluskenschale. Beiträge zur Kenntniss der Mollusken, II. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LV.
- TULLBERG, 1882, Studien über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. Kgl. Svensk. Vetensk. Akad. Handling., Bd. XIX.
- TURPIN, 1832, Analyse microscopique de l'œuf du Limaçon des jardins. Ann. Sci. nat., Vol. XXV.
- VATER, 1894, Ueber den Einfluß der Lösungsgenossen auf die Krystallisation des Calciumcarbonats, II. Zeitschr. Kryst., Bd. XXII.
- 1895, IV. Zeitschr. Kryst., Bd. XXIV.
- DE VILLEPOIX, 1893, Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques. Journ. Anat. et Phys. Paris, T. XXVIII.
- WOODWARD, 1892, On the mode of growth and the structure of the shell in Velates conoideus and other Neritidae. Proc. Zool. Soc. London.
-

## Figurenerklärung.

### Tafel XV.

Die Photographien waren alle im parallelen polarisierten Lichte gemacht.

Fig. 1. *Anodonta cygnea*. Tangentialschliff der äußeren Schicht,  $\times 80$ . Die Kolumnen zeigen alle sphärolithische Kreuze mit Ringen.

Fig. 2. *Lithodomus dactylus*. Tangentialschliff der Perlmutterschicht und der innerhalb der Perlmutterschicht kleinen Prismen,  $\times 80$ . Die Perlmutterschicht (links unten) zeigt eine äußerst feinkörnige Struktur, die Prismen (rechts oben) eine gröbere körnige Struktur mit geradlinigen Umrissen.

Fig. 3. *Lithodomus dactylus*. Ein ähnlicher Schliff durch die Perlmutterschicht allein nach dem Erhitzen,  $\times 80$ . Statt der äußerst feinkörnigen Struktur kann man jetzt eine viel gröbere körnige Struktur mit sehr unregelmäßigen Umrissen wahrnehmen.

Fig. 4. *Strombus gigas*. Radialschliff,  $\times 30$ . Die deutlichsten, einander immer parallelen Linien sind die Anwachslinien (fast vertikal), man sieht auch die zwei Serien von Nadeln, welche sich zu ca.  $100^\circ$  kreuzen und jede einen Winkel von ca.  $40^\circ$  mit den Anwachslinien bilden.

Fig. 5. Schildkröteneierschale. Tangentialschliff,  $\times 80$ . Zeigt die radiale Anordnung der Nadeln und konzentrische Anordnung der Phosphatkügelchen in dem Sphärolith.

Fig. 6. Hühnereierschale. Tangentialschliff,  $\times 30$ . Aussehen wie ein körniges Aggregat. Umrisse der Körnchen sehr kompliziert.

Fig. 7. Straußeneierschale. Tangentialschliff der mittleren Schicht,  $\times 30$ . Zeigt die dreieckigen Kerne der Krystallkörnchen, in denen das Calciumphosphat abgelagert ist.

Fig. 8. Hühnereierschale. Radialschliff,  $\times 13$ . Zeigt Mammillarschicht und Außenschicht. Der innerste Teil der Außenschicht ist wegen der organischen Substanz undurchsichtig.

Fig. 9. Straußeneierschale. Radialschliff,  $\times 13$ . Zeigt die Mammillarschicht, die Mittelschicht mit den undurchsichtigen Phosphatkernen (hie und da zu sehen), die Außenschicht mit Prismen parallel zu einander und zur optischen Achse, und schließlich die Ablagerung von Phosphat in der Außenschicht in Linien parallel zur Oberfläche.

Fig. 10. Emu-Eierschale. Radialschliff,  $\times 13$ . Zeigt die fünf Schichten: Mammillarschicht, erste weiße Schicht, blaue Schicht, unregelmäßige weiße Schicht und grünlich-braune Prismenschicht.



# Der Darm der Cetaceen.

Von

Siegmond Süßbach.

Mit Tafel XVI und XVII.

## Einleitung.

Das reiche Material an Walembryonen, welches mir mein verehrter Lehrer, Herr Professor KÜKENTHAL, für diese Untersuchungen überließ, bot die Gelegenheit, die Angaben früherer Beobachter nachzuprüfen und unter Zusammenstellung der in der Litteratur verstreuten Angaben über den Darmkanal auch anderer als der hier untersuchten Walarten eine Erklärung für die merkwürdige Ausbildung des Cetaceendarmes zu versuchen. Zwar haben schon WEBER (33) und BOUVIER (35) derartige Zusammenstellungen gegeben, indessen stets nur unter Berücksichtigung einzelner Punkte der Organisation und unter Vernachlässigung anderer.

Betreffs der Ausführung sei bemerkt, daß ich die Verhältnisse der Ampulla duodenalis nicht mitbehandelt habe, da diese von JUNGKLAUS in seiner Arbeit über den „Magen der Cetaceen“ (44) bereits eingehend dargestellt sind.

Meine eigenen Untersuchungen beziehen sich auf den Darm von:

- 1) *Phocaena communis* LESS.,
- 2) *Delphinapterus leucas* (PALLAS),
- 3) *Hyperoodon rostratus* (PONTOPPIDAN),
- 4) *Balaenoptera physalus* (L.).

Für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie für die gütige Ueberlassung des seltenen und kostbaren Materiales sage ich Herrn Professor KÜKENTHAL meinen ergebensten Dank.

## I. Historisches und eigene Befunde.

### *Phocaena communis* LESS.<sup>1)</sup>.

Angaben über den Darmkanal des Braunfisches finden sich bei HUNTER (1), LACÉPÈDE (2), CAMPER (5), LESSON (6), F. CUVIER (9), RAPP (10), JACKSON (13), FLOWER (30), CLELAND (31) und WEBER (33).

Alle Untersucher stimmen darin überein, daß ein Blinddarm nicht vorhanden ist. Auch eine plötzliche Aenderung des Umfanges, wodurch äußerlich eine Sonderung in Dünn- und Dickdarm zustande kommen würde, ist von keinem der Untersucher gefunden worden.

Die Verlagerung des Darmes in der Bauchhöhle und die Ausbildung seines Mesenteriums haben HUNTER, RAPP, FLOWER und WEBER untersucht. In diesem Punkte widersprechen die übereinstimmenden Befunde der späteren Forscher dem Berichte HUNTER's. Dieser sagt nämlich, nachdem er den die Wurzel des Dünndarmgekröses von Balaenoptera umgreifenden Colonbogen geschildert hat, daß die Wale, welche kein Coecum besitzen, bei denen man also von einem Colon nicht eigentlich sprechen könne, einen vom Rectum gebildeten Bogen zeigen, welcher um die übrigen Darmteile ebenso herumzieht, wie es das Colon bei dem im Besitze eines Blinddarmes befindlichen thut. Demgegenüber finden RAPP, FLOWER und WEBER ein einfaches, ununterbrochen fortlaufendes Gekröse, „ein Mesenterium commune, das sich vom Magen bis zum Rectum erstreckt, an der Wirbelsäule festgeheftet ist und den ganzen Darmkanal vom Duodenum bis zum Rectum trägt“. Dasselbe ist, wie WEBER weiterhin berichtet, „entsprechend der Länge des Darmkanales nach Art einer Krause in zahlreiche Falten gelegt“. Weitere Besonderheiten sind an dem Mesenterium nicht wahrzunehmen. RAPP hebt besonders hervor: „Einzelne Abteilungen des Darmkanales sind nicht so fixiert in ihrer Lage, wie es beim Menschen und vielen Säugetieren der Fall ist.“

Vom Pylorus an abwärts ist der Darmkanal, wie LACÉPÈDE nach MAJOR angiebt, und wie RAPP an einer 1,099 m langen

1) Für die Reihenfolge der Angaben über die einzelnen in diesem beschreibenden Teile behandelten Wale ist die von FLOWER (22) gegebene Systematik bestimmend gewesen; in der Namengebung bin ich KÜKENTHAL: „Wale der Arctis“, Fauna arctica, Lief. II, 1900, gefolgt.

Phocaena ebenfalls fand, 12mal so lang wie der Körper. Nach einer Messung von JACKSON ergab sich bei einem 1,346 m langen Exemplare eine Darmlänge von 18,669 m, woraus er das Verhältnis zur Körperlänge als 14 : 1 (genauer 13,87 : 1 [Verfasser]) feststellt.

LACÉPÈDE, LESSON, F. CUVIER und RAPP sind darin einig, daß der Umfang des Darmkanales, ohne schroffe Veränderungen zu zeigen, sich vom Duodenum aus allmählich verringert. Während aber die ersten drei diese Verschmälerung bis zum Anus hin fortschreitend angeben, teilt RAPP mit, daß der Darm, bevor er an der Harnblase heruntergeht, noch einmal etwas weiter wird, am Ende jedoch das Intestinum rectum sich wieder verjüngt.

Abweichend von diesen vier Autoren, nur im letzten Punkte die Angabe RAPP's bestätigend, beschreibt JACKSON diese Verhältnisse folgendermaßen:

Die untere Hälfte des Darmes, im Durchschnitt über zeigefingerdick, nimmt nach abwärts etwas zu, um sich in einer Entfernung von 30,5 cm, oder etwas mehr vom Anus wieder bedeutend zu verengern, während die obere Hälfte, mit Ausnahme ihres Anfangsteiles, in fast ihrer ganzen Ausdehnung kaum die Dicke eines kleinen Fingers besitzt. Auch untereinander sind CUVIER und RAPP verschiedener Ansicht über den Grad der Verschmälerung des Darmes vom Duodenum an. Ersterer berichtet, daß die Verengerung eine nur ganz geringe ist, während nach RAPP's Angabe der Umfang am Beginne „des Ileum“ 5,2 cm betrug und der Darm nach und nach um die Hälfte enger wurde.

Die Innenfläche des Darmrohres haben HUNTER, LACÉPÈDE, RAPP, JACKSON und CLELAND untersucht und übereinstimmend longitudinal verlaufende Falten der Mucosa gefunden, welche nach LACÉPÈDE von ansehnlicher Höhe sind. CLELAND giebt an, daß die stärksten auf der dem Mesenterialanheftungsrande entgegengesetzten Seite entwickelt sind. HUNTER vertritt die Auffassung, jede einzelne dieser Schleimhautfalten durchziehe den Darm in seiner ganzen Länge. Dem widerspricht indessen die Angabe JACKSON's, daß sie dies nur mehr oder weniger thäten („more or less throughout“). Auch RAPP's Darstellung steht im Gegensatz zur Ansicht HUNTER's. Nach ihm finden sich in verschiedenen Entfernungen vom Pylorus im Umkreise der Innenfläche die Längsfalten in verschiedener Anzahl, und zwar zwischen 5 und 8; „oft verbinden sich zwei miteinander, oft endigt sich eine zugespitzt“. Im „Intestinum rectum“ fehlen die Schleimhautfalten.

Ueber diese Längsfalten berichtet er weiter, sie schwänden im Gegensatz zu denen der Speiseröhre selbst bei der stärksten Ausdehnung nicht. In ihrer Entwicklungsgeschichte unterschieden sie sich von den KERKRING'schen Falten beim Menschen dadurch, daß diese erst nach der Geburt auftreten, dagegen habe er „die Längsfalten schon im Darmkanal eines nur 7 Zoll (= 18,3 cm) langen Delphinfötus“ gefunden.

Andere als die Längsfalten der Schleimhaut werden von keinem der Autoren erwähnt; CLELAND und JACKSON heben sogar besonders hervor, daß Querspalten bei *Phocaena* nicht vorkommen.

RUDOLPHI und MECKEL leugnen, der erstere in seinem „Grundriß der Physiologie“, Berlin 1821 — 1828 (citirt nach Oppel, 43), der letztere in seinem „System der vergleichenden Anatomie“ (7), das Vorhandensein von Zotten beim Brautfisch. RAPP dagegen erklärt nach seinen Befunden, daß „gerade bei *Delphinus phocaena*“ die Zotten sehr deutlich seien. „Sie sind plattgedrückt, am freien Ende zugespitzt.“

PEYER'sche Plaques fanden sich nach RAPP an der dem Anheftungsrande des Mesenteriums gegenüberliegenden Seite, wo sie gewöhnlich zwei nebeneinander laufende Längsfalten eine Strecke weit bedeckten. Die einzelnen waren etwa 7,8 cm lang und erschienen als „dicke, glandulose Streifen von der Breite eines kleinen Fingers“.

Auch JACKSON beobachtete einige Plaques von ansehnlicher Länge (der größte war 38,1 cm lang); die Breite der einzelnen schwankte zwischen 1,27 und 1,905 cm.

Für eigene Untersuchungen standen zu meiner Verfügung 2 erwachsene Tiere, und zwar:

- 1) ein ♂ von 116 cm Rückenlänge,
- 2) ein ♀ von 126 cm Rückenlänge, außerdem
- 3) der dem Körper entnommene, konservierte Darmkanal eines 50 cm langen *Phocaena*-Embryos.

Die Verlagerung des Darmkanales konnte in den beiden ersten Fällen festgestellt werden.

Die Masse der Darmschlingen erfüllte die Bauchhöhle, soweit sie von den übrigen Baueingeweiden frei gelassen war, völlig und entzog nach ventraler Eröffnung der Leibeshöhle ebenso wie bei den landlebenden Säugetieren die Nieren gänzlich dem Anblick des Beobachters.

Das Situsbild Taf. XVI, Fig. 1 stellt die bei dem ♀ Exemplare vorgefundenen Verhältnisse dar.



Der Darmkanal war durch ein gleichmäßig und ununterbrochen an der dorsalen Leibeswand verlaufendes Mesenterium an dieser befestigt. Er zeigte keine Sonderung in Dünn- und Dickdarm; die Veränderungen seines Kalibers waren ganz allmähliche. Ein Blinddarm war nicht vorhanden.

Bei dem 116 cm langen ♂ maß der Darm vom Pylorus bis zum Anus 13,59 m; seine Länge verhielt sich also zu derjenigen des Körpers wie 11,715 : 1. Bei dem 126 cm langen ♀, dessen Darmlänge 13,80 m betrug, stellte sich dieses Verhältnis wie 11,95 : 1.

Der Umfang des Darmkanales, welcher bei dem ♂ Exemplare hinter der Ampulla duodenalis 4,2 cm betrug, verringerte sich ganz allmählich mit der zunehmenden Entfernung vom Pylorus bis auf ein Mindestmaß von 2,2 cm, welches auf 1139 cm hinter demselben festgestellt wurde. Von da an nahm er wieder verhältnismäßig schnell zu und betrug 16 cm vor dem Anus wieder 3,9 cm.

Entsprechend zeigten sich diese Verhältnisse bei dem ♀ Exemplare. Die folgenden Zahlen erläutern dies am besten.

Der Darmumfang betrug:

20 cm	hinter dem Pylorus	4,3 cm
239	" " " "	4,2 "
303	" " " "	4,2 "
328	" " " "	3,7 "
590	" " " "	3,3 "
605	" " " "	3,1 "
892	" " " "	3,1 "
915	" " " "	2,9 "
1040	" " " "	2,9 "
1057	" " " "	2,6 "
1180	" " " "	3,3 "
1217	" " " "	3,6 "
32	" vor dem Anus	4,0 "

In beiden Fällen folgte auf die gegen das Ende hin eingetretene Erweiterung eine ziemlich rasche Verjüngung des Darmes zum Anus.

Die Ergebnisse bezüglich der Kaliberverhältnisse bestätigen die entsprechenden Angaben RAPP's vollkommen.

Der Darmkanal des 50 cm langen Embryos war nicht vollständig; es fehlte das Anfangs- und Endstück. Infolgedessen

wurde er nicht gemessen, da aus den so gewonnenen Zahlen keinerlei sichere Schlüsse hätten gezogen werden können.

Die Innenfläche zeigte charakteristische Schleimhautfalten. Sie verliefen in der Hauptsache in der Längsrichtung des Darmes. Die Zahl der nebeneinander liegenden Längsfalten war in den oberen Abschnitten des Darmkanales am größten. Sie nahm mit der Verengung des Darmrohres allmählich ab. In der End-erweiterung vor dem Anus wurden dafür die einzelnen Falten höher und derber; in einem Falle, nämlich bei dem erwachsenen ♂ Exemplare, vergrößerte sich sogar ihre Zahl nochmals.

Dieselbe betrug auf dem Querschnitte bei dem:

- 1) Embryo von 50 cm Länge
 

am Anfange des Darmrohres	8,
in der Mitte „ „	6,
am Ende „ „	3.
- 2) ♀ von 126 cm Rückenlänge
 

33 cm hinter dem Pylorus	8,
3 m „ „ „	7,
6 „ „ „ „	6,
9 „ „ „ „	4,
12 „ „ „ „	4,
28 cm vor dem Anus	4 <sup>1)</sup> .
- 3) ♂ von 116 cm Rückenlänge
 

32 cm hinter dem Pylorus	8,
108,5 „ „ „ „	8,
420 „ „ „ „	6,
776 „ „ „ „	5,
1117 „ „ „ „	4,
14 „ vor dem Anus	5 <sup>2)</sup> .

Diese Verhältnisse werden durch Taf. XVI, Fig. 2–6 veranschaulicht.

Entgegen dem Berichte JACKSON's und CLELAND's wurden hier und da unregelmäßig, meist quer verlaufende, niedrige Verbindungsfalten zwischen je zwei Längsfalten gefunden. Diese kamen am häufigsten in den weiten Darmtheilen, besonders am pylorialen Ende vor. Fig. 5 soll dieses erläutern.

Bei den beiden erwachsenen Exemplaren waren während des Transportes der Kadaver das Epithel und die oberflächlichen

- 
- 1) Dort waren sie derber als diejenigen in den oberen Partien.
  - 2) Diese waren derber und höher als in den oberen Partien.

Schichten der Schleimhaut in weitgehendem Maße zerstört worden, so daß die Innenfläche, mit Ausnahme der starken Längsfalten, fast durchgängig glatt erschien.

Dagegen zeigte die vollständig erhaltene Mucosa an dem konservierten Darme des Embryos deutliche Zotten im ganzen Verlaufe des Darmtractus, welche der Innenwand in den oberen Teilen ein rauhes, in den unteren ein sammetartiges Aussehen verliehen. Sie bekleideten nicht nur die Teile der Innenfläche, welche zwischen den Längsfalten lagen, sondern auch diese selbst (Fig. 5 und 6).

Verfolgt man den Verlauf der Längsfalten auf größere Entfernungen hin, so ergibt sich, entgegen HUNTER's Ansicht, daß die einzelne Falte den Darm nicht in seiner ganzen Länge durchzieht. Vielmehr verstreicht sie sowohl an ihrem pylorial- wie analwärts gekehrten Ende, bzw. erhebt sich ganz allmählich von der übrigen Schleimhautfläche. Meist befindet sich das analwärts gerichtete Ende einer Falte an dem mesenterialen Rande; indessen kann man sie auch an anderen Stellen im Umkreise des Darmlumens sich analwärts abplatten sehen. Bezüglich der Lage des pylorialwärts gekehrten Endes einzelner Längsfalten im Umkreise der inneren Darmwand herrscht vollends Regellosigkeit. Daraus geht hervor, wie auch eine entsprechende Untersuchung zeigt, daß CLELAND's Ansicht, die Längsfalten seien an der dem Mesenterialansatz gegenüberliegenden Seite am stärksten entwickelt, irrig ist. Im Gegenteil finden sich auf verschiedenen Querschnitten die je an derselben Seite verlaufenden Längsfalten ganz verschieden stark entwickelt, je nachdem sie einem ihrer Enden mehr oder weniger nahe getroffen sind. Mitunter verbinden sich auch, wie es RAPP beschreibt, mehrere Längsfalten unter spitzem Winkel, so daß scheinbar Gabelungen derselben entstehen.

### **Delphinus delphis L.**

Der Darm des gemeinen Delphins entspricht in seiner Organisation in den großen Zügen dem des Braunfisches. Er unterscheidet sich nach RAPP (10) von diesem nur durch seine beträchtlich höhere relative Länge und die geringe Größe seiner Zotten. Die erstere ist nach seiner Angabe 15mal so groß wie die des Körpers. Ueber die Zotten sagt er: „Bei *Delphinus delphis* erscheint die Schleimhaut, mit unbewaffnetem Auge betrachtet, glatt. Durch Hilfe einer starken Lupe erkennt man etwas Sammetartiges oder vielmehr Gekörntes.“

Außer RAPP haben HUNTER (1), MAYER (8) und JACKSON (13) den Darmkanal dieses Delphininen beschrieben.

HUNTER beschränkt sich darauf, das Fehlen des Blinddarmes zu berichten.

JACKSON untersuchte einen 96,5 cm langen Embryo, bei welchem er eine Darmlänge von 6,30 m fand. Daraus ergibt sich ein Verhältnis zur Körperlänge wie 6,5 : 1. Im übrigen fand er die Schleimhautfalten durchaus längs verlaufend und spärlich an Zahl, etwas unterhalb der Mitte des Darmverlaufes einen schmalen, 20,3 cm langen PEYER'schen Plaque, 2 kleinere weiter aufwärts und sehr zahlreiche, aber an Ausdehnung unbedeutende im Endabschnitte des Darmes.

Eine von den anderen abweichende Schilderung giebt MAYER. Trotzdem er nämlich nichts von einem plötzlichen Wechsel im Umfang an irgend welcher Stelle des Darmverlaufes berichtet, sogar ausdrücklich das Fehlen des Blinddarmes und einer bedeutenderen Klappe im postpylorialen Tractus intestinalis verzeichnet, unterscheidet er dennoch einen Dünn- und Dickdarm. Dieser letztere soll den 45. Teil der Länge des Dünndarmes besitzen und sich in folgenden drei Punkten von demselben unterscheiden:

1) Die Schleimhaut zeigt im Dünndarme 4, im Dickdarme 7 breite Längenfalten.

2) Zwischen den Schleimhautfalten ist die Oberfläche in jenem glatt, in diesem sammetartiger.

3) Im Dünndarme finden sich PEYER'sche Plaques, im Dickdarme nicht.

Die Plaques liegen „zwischen den mittleren Falten“, womit offenbar die an der dem Anheftungsrande des Mesenteriums entgegengesetzten Seite gelegenen gemeint sind. Der letzte, welcher sich „an der Einmündung in den Dickdarm“ findet, ist beinahe 31,4 cm lang. „Die Haut des Dickdarmes ist sehr dünn. In der Nähe des Afters und davon ungefähr 15,7 cm entfernt geht der Dickdarm in einen ganz engen, röhrenförmigen, dickwandigen Mastdarm über, dessen innere Fläche ganz dicht und glatt ist.“

#### **Lagenorhynchus albirostris GRAY.**

Der Darm dieses Odontoceten wurde untersucht von VAN BENEDEN (16), CLELAND (31) und WEBER (34).

Dieser hat allein neben den Verhältnissen der Schleimhaut die Anheftung und Größenentwicklung des Darmes berücksichtigt.



„Der ganze Darmkanal ist an ein Mesenterium commune aufgehängt, das sich vom Pylorus bis zum Rectum erstreckt. Das Mesenterium selbst ist ohne weitere Komplikation an der Wirbelsäule festgeheftet.“ Ein Coecum fehlt. Die Darmlänge steht zu der des Körpers im Verhältnis von etwa 8,8 : 1, „ein Verhältnis, das nicht übereinstimmt mit der Länge des Darmes der Delphinarten im engeren Sinne“, welche eine größere Darmlänge besitzen. „In diesem Punkte gleicht Lagenorhynchus vielmehr Orca und Globiocephalus.“

Nach CLELAND soll oberhalb des sich allmählich verengernden letzten Teiles des Rectums eine Erweiterung des Darmrohres sich finden, in welcher die im übrigen Darmkanal sehr regelmäßig verlaufenden Faltensysteme der Schleimhaut als unregelmäßige Streifen Vertiefungen begrenzen, die wiederum durch niedrigere Fältchen in kleinere Räume geschieden sind, welche durch enge Poren mit dem Darmlumen in Verbindung stehen. In den höher gelegenen Darmteilen fand er, an der dem Anheftungsrande des Mesenteriums gegenüberliegenden Seite am stärksten entwickelt, Längsfalten, wie die des Braunfisches, außerdem aber, dicht gedrängt, quere Erhebungen.

VAN BENEDEN und WEBER fanden ebenfalls in den oberen Teilen des Darmes in der Längsrichtung verlaufende Schleimhautfalten, durch quergestellte, in regelmäßigen Abständen dicht nebeneinander angeordnete Falten verbunden, so daß, wie VAN BENEDEN ausführt, die Innenfläche in vierseitig begrenzte, alveolenähnliche Räume geteilt wurde. Dagegen fanden diese beiden Forscher in den letzten Abschnitten des Darmrohres weder eine Erweiterung des Rectums, noch die Anordnung der Schleimhaut, wie sie CLELAND beschreibt.

WEBER betont dies ausdrücklich und giebt VAN BENEDEN Recht, welcher berichtet, daß die sich weiter pylorialwärts findenden queren Verbindungsfalten, je näher dem Rectum, desto schwächer und niedriger werden und schließlich ganz verschwinden, so daß am Ende nur noch die Längsfalten bestehen.

#### **Globiocephalus melas** (TRAILL.).

Der Darm von Globiocephalus ist von JACKSON (13), TURNER (20) und MURIE (27) untersucht worden.

Dieser letztere beschreibt die Verlagerung und Gliederung des Darmes in folgender Weise: Es findet sich kein Blinddarm,

keine plötzliche Kaliberveränderung und auch von der Einmündung des Ductus hepato-pancreaticus abwärts keine Klappeneinrichtung, welche eine Einteilung in Dünn- und Dickdarm möglich machte.

Die Darmschlingen füllen den von den übrigen Organen der Bauchhöhle in dieser frei gelassenen Raum vollständig aus und verdecken dabei sogar einzelne Abteilungen des Magens.

Der Durchmesser des Darmrohres nahm nach MURIE vom Duodenum aus allmählich ab und vergrößerte sich dann in der letzten kurzen Strecke des Rectums wieder ziemlich schnell. Damit stimmt JACKSON's Angabe überein, daß der Darm der Quere nach durchschnittlich 3,77 cm, im oberen Teile 8,37 cm und an der breitesten Stelle des Rectums 5,1 cm maß.

Das Verhältnis der Darmlänge zur Körperlänge fand:

MURIE	wie 9 : 1,
JACKSON	„ 8 : 1,
WILLIAMS (nach MURIE)	„ 7 : 1.

Die Ausbildung der Schleimhautfalten ist nach MURIE und JACKSON in einzelnen Abschnitten des Darmes verschieden.

Der erstere fand bei seinem Exemplare ungefähr 2 m hinter dem Pylorus beginnend eine Strecke von über 11 m mit quergestellten Valvulae conniventes bedeckt. Von da ab begann allmählich das Auftreten sich kreuzender, schräg und längs verlaufender Falten. Die letzteren erreichen weiter analwärts nach und nach eine stärkere Ausbildung als jene. Sie ziehen dann, durch kurze Querleisten verbunden, paarweise, durch schmale Zwischenräume getrennt, in ununterbrochenem Verlaufe fast parallel längs der Richtung des Darmes hin. Ungefähr 90 cm vor dem Anus bestehen fast nur noch die an Höhe und Breite stark vergrößerten Längsfalten, während die kurzen Schräg- und Querleisten kleiner geworden sind und durch weitere und tiefere Zwischenräume voneinander getrennt werden.

Nach JACKSON zeigten sich in den letzten 3—3,65 m des Darmkanales unregelmäßige, „mehr längs als quer“ verlaufende Schleimhautfalten, während der übrige Darmkanal scharf ausgeprägte, quer verlaufende Valvulae conniventes aufwies.

TURNER berichtet nur von dem Vorhandensein dieser letzteren.

Er fand nahe am Ende des Rectums einen mächtigen PEYER'schen Haufen. JACKSON beobachtete weder solche noch Solitär-follikel.

Dagegen zählte MURIE 24 PEYER'sche Plaques und meint, es könnten, trotz seiner aufmerksamen Untersuchung, ihm noch einige entgangen sein. Je nach ihrer Lage in der oberen, nur mit Querfalten versehenen Hälfte des Darmrohres, oder in den weiter analwärts gelegenen Teilen, wo die Längsfaltung vorherrschte, war ihre Gestalt verschieden. Die pylorialwärts gelegenen waren oval, 2—3mal länger als breit und ragten von der Mucosa aus ins Lumen vor. Die anderen stellten schmale, lange Streifen dar und waren zwischen je 2 Längsfalten in der Tiefe verborgen. Einige von ihnen erreichten die beträchtliche Länge von 0,254 m.

#### **Grampus rissoanus (DESM.).**

Der Darm von *Grampus rissoanus* wurde, wie der von *Globiocephalus*, dem er in allen Einzelheiten der Ausbildung höchst ähnlich ist, von MURIE (25) und TURNER (37) untersucht.

Bei dem von ersterem untersuchten 2,007 m langen Exemplare betrug die Darmlänge 14,377 m, verhielt sich also zu der des Körpers wie 7 : 1.

TURNER giebt ebenfalls die Darmlänge eines von ihm untersuchten Tieres dieser Species, leider aber nicht genau die Größe des Exemplares selbst an.

Beide Forscher stimmen darin überein, daß die Anordnung der Schleimbautfalten und der PEYER'schen Plaques der von MURIE bei *Globiocephalus* beschriebenen durchaus entspricht. Ebenso fehlt auch hier ein Blinddarm und eine Sonderung in Dünn- und Dickdarm.

Hinzuzufügen ist noch, daß TURNER die Darmwand in der ersten Hälfte dicker fand als in dem folgenden Teile. Das Rectum behielt nach seiner Beobachtung die Form eines cylindrischen Rohres bis fast an den Anus bei, verengerte sich also erst ganz kurz vor dem Ende.

#### **Delphinapterus leucas (PALLAS).**

Der Darm dieses Wales ist von BARCLAY (4), WYMAN (17), WATSON und YOUNG (29) und STRUTHERS (42) untersucht worden.

Sie machen sämtlich Angaben über die Länge desselben, WATSON und YOUNG, später STRUTHERS geben Zusammenstellungen



der von ihnen und den früheren Untersuchern gefundenen Beziehungswerte der Darmlänge zur Körperlänge. Danach fand ihn:

BARCLAY	wie $6\frac{1}{3} : 1$ ,
WYMAN	„ 6 : 1,
WATSON und YOUNG	„ $6\frac{1}{3} : 1$ ,
STRUTHERS	„ $7\frac{1}{3} : 1$ .

Das Verhältniß ist also ein ziemlich konstantes.

Ein Blinddarm kommt nach ihren übereinstimmenden Angaben nicht vor, ebensowenig eine scharfe Sonderung in Dünn- und Dickdarm.

Die Breite betrug bei den Exemplaren von WATSON und YOUNG unmittelbar hinter der Ampulla duodenalis bei leerem Darne  $62\frac{1}{2}$  mm und verminderte sich von da an; am Rectum betrug sie  $31\frac{1}{4}$  mm. Auch STRUTHERS berichtet eine allmähliche Abnahme des Umfanges. Wenn die ersteren an der unteren Hälfte des Darmrohres Unregelmäßigkeiten im Kaliber fanden, welche durch hier und da auftretende Einschnürungen hervorgerufen waren, so scheint diese Anordnung doch keine natürliche, sondern auf postmortalen Veränderung beruhende gewesen zu sein, da anderenfalls eine derartige auffallende Eigentümlichkeit sicher auch von den übrigen Beobachtern gesehen worden wäre.

Die Innenfläche des Darmes ist mit Valvulae conniventes ausgestattet, welche WYMAN im oberen Teile besonders scharf ausgeprägt fand. Damit stimmt der Bericht STRUTHERS' überein, daß die Querfalten der Mucosa in der ersten Hälfte häufig und breit seien, in der Mitte des Darmes schmaler und weniger an Zahl, und daß sie darauf immer schwächer, aber wieder zahlreicher würden. Im Bereiche der letzten 30,5 cm vor dem Anus ist die Schleimhautfläche glatt. Die Angaben von WATSON und YOUNG hierüber sind noch genauer. Nach ihnen beginnt das Auftreten der Falten 25 mm hinter der Einmündungsstelle des vereinigten Ausführungsganges von Leber und Pankreas. Dort sind sie unbedeutende, schwache Erhebungen, dann aber werden sie rasch breiter und erheben sich bis zu 1,905 cm vom Grunde der inneren Darmwand. Dazwischen finden sich kleinere Falten, die sich über einen nur geringen Teil des inneren Umkreises ausdehnen. Die breiteren finden sich in dieser Anordnung nur in der oberen Hälfte des Darmes, dann wird ihre Verteilung unregelmäßiger, sie selbst niedriger, so daß sie in den unteren 2,735 m des Darmrohres kaum noch zu bemerken sind.

Dieselben Forscher fanden 18 PEYER'sche Plaques im Verlaufe



des Darmes. Diese waren breit, von unregelmäßiger Form; ihr längster Durchmesser fiel mit der Verlaufsrichtung des Darmes zusammen. Sie lagen im Allgemeinen an der der Mesenterialanheftung gegenüberliegenden Seite. Der erste fand sich 1,575 m hinter dem Pylorus. Die dem duodenalen Anfangsteile näher gelegenen waren umfänglicher als die späteren, sie hatten hier eine Länge von 22,5 cm, in der unteren Hälfte maßen sie dagegen nur 5 oder höchstens 7,5 cm, bis auf einen 27,5 cm vor dem Anus endigenden, welcher alle anderen an Ausdehnung übertraf; er war 40 cm lang und nahm an seiner breitesten Stelle den ganzen inneren Umfang des Darmrohres ein.

Zur eigenen Untersuchung stand mir ein ♂ Embryo von 22,9 cm Rückenlänge und 19 cm direkter Länge zur Verfügung.

Den Situs des Darmkanales zeigt Taf. XVI, Fig. 7.

Nach Entfernung der Leber sah man denselben in seiner Hauptmasse zu einem Knäuel zusammengedrängt, welcher den hinteren Teil der Nieren frei ließ, zwischen denen das Rectum nach hinten zog.

Die Art, wie der Darm distalwärts einen großen Teil der Längenausdehnung der Bauchhöhle frei läßt, stellt einen Unterschied gegenüber dem Verhalten von *Phocaena* dar. Indessen sind diese Verhältnisse weder von entsprechend jungen *Phocaena*-Embryonen, noch von dem erwachsenen *Delphinapterus* bisher festgestellt. Daher ist kein Schluß aus diesem Befunde mit Sicherheit aufzustellen.

Das Mesenterium lief gleichmäßig und ununterbrochen an der dorsalen Leibeswand hin; weder ein Blinddarm, noch eine Sonderung in Dünn- und Dickdarm war äußerlich wahrnehmbar.

Die Länge des Darmkanales betrug 79,4 cm, verhielt sich also zur Rückenlänge des Embryos wie 3,467 : 1.

Schleimhautfalten waren in diesem jugendlichen Stadium noch nicht ausgebildet, dagegen war das Lumen fast vollkommen durch die Menge der dicht stehenden Zotten ausgefüllt.

#### ***Orcella brevirostris* OWEN.**

ANDERSON (28) teilt mit, daß der Darm dieses Wales weder Schräg- noch Querfalten aufweist, sondern nur runzelige Erhebungen (*rugae*), welche teils längs, teils quer, oder schräg gerichtet sind und mehr oder weniger rautenförmige Vertiefungen umschließen.

**Platanista gangetica** (LEBECK).

Bei 2 untersuchten Exemplaren von 1,829 bzw. 1,676 m Länge fand ANDERSON (28) eine Gliederung des Darmes in Dünndarm und Dickdarm, an der Vereinigungsstelle derselben ein kurzes, 8,87 bzw. 5,1 cm langes, mit seinem blinden Ende kopfwärts gelagertes Coecum vom selben Kaliber wie der Dickdarm. „Hierdurch unterscheidet sich Platanista von allen übrigen Zahnwalen.“

Bezüglich der Verhältnisse des Mesenteriums macht dagegen ANDERSON keine besonderen Angaben, woraus hervorzugehen scheint, daß sie sich von denen der übrigen Zahnwale nicht unterscheiden, also auch hier ein Mesenterium commune vorhanden ist.

Der Dünndarm des größeren Tieres war 7,34 m lang, der des kleineren 6,757 m.

Die Länge des Dickdarmes des erwachsenen Tieres giebt ANDERSON auf 61 cm an. Hiernach ergibt sich für das größere Exemplar ein Verhältnis der Körperlänge zur Darmlänge wie 1 : 4,3.

Der Dünndarm verengt sich beträchtlich, je mehr er sich dem Dickdarme nähert.

Von der Eintrittsstelle des Ductus choledochus communis an bedecken Valvulae conniventes die Innenfläche des Dünndarmes in großer Zahl und dicht gedrängt bis hinab zu seinen letzten 1,2 oder 1,5 m. Dort wechseln glatte Längsfalten von über 5,1 cm Länge mit Strecken querer Faltung der Mucosa ab; bisweilen ist diese auch in den letzten 5,1 bis 7,6 cm und mehr glatt. Daher sind die Valvulae conniventes allein als konstant aufzufassen.

Sie beginnen in den oberen Teilen des Dünndarmes als kurze, schwache Querfalten und werden allmählich immer kräftiger, je weiter abwärts. Sie sind übrigens etwas schräg gegen die Richtung des Darmverlaufes gestellt, und die äußersten Enden der einzelnen, einander gegenüberstehenden überdecken sich oft. Es kommen auch Falten zur Ausbildung, welche in schräger Richtung die Faltenreihen der beiden Seiten des Darmes verbinden.

Die untere Hälfte des Rectums weist Längsfalten auf.

Am Mesenterialrande, wie an der gegenüberliegenden Seite der Dünndarmschleimhaut liegen zahlreiche Solitärfollikel.

**Physeter macrocephalus** LAC.

JACKSON (13) fand an einem 4,877 m langen Exemplare eine Darmlänge von 79,247 m, also ein Verhältnis beider zu einander = 1 : 16<sup>1</sup>/<sub>4</sub>.

Der Durchmesser des Darmes betrug im Durchschnitt 2,5 cm, im Anfangsteile 3,77 cm, in der Mitte und davon analwärts weniger als 2,5 cm. In den letzten 3,658 m erweiterte sich der Darm von einem Umfange von über 5,77 cm zu 21,75 cm.

Ein Coecum war nicht vorhanden.

In einer Anfangsstrecke von einigen Fuß war die Mucosa im allgemeinen glatt, indessen fanden sich eine Anzahl von Falten, welche als eigentliche Valvulae conniventes bezeichnet werden können, da sie sich nicht über den ganzen Umfang des inneren Umkreises der inneren Darmwand ausdehnten. Hierauf folgte bis etwa 12 m vor dem After eine Darmstrecke mit dicht stehenden Schleimhautfalten. Diese waren nicht quer gestellt und das Lumen unvollständig umfassend, wie es für die Valvulae conniventes beim Menschen typisch ist, sondern sie verliefen mehr oder weniger schräg gegen die Verlaufsrichtung des Darmes und standen so dicht gedrängt, daß sie einander scheinbar überdeckten. — Von 12 m vor dem After an abwärts nahm die Mucosa allmählich ein „merkwürdiges Aussehen“ an, indem die Falten unansehnlicher wurden und unregelmäßig zu verlaufen begannen. Die Schleimhaut der dem Mesenterialansatz gegenüberliegenden Seite wurde schließlich nahezu ganz glatt; die übrige Hälfte bis zu zwei Dritteln der inneren Darmwand war dick und mit breiten, meist quer gerichteten, runzeligen Erhebungen versehen; einzelne derselben waren auch längsverlaufend. — In den letzten 6—7,5 m war die Schleimhaut glatt.

Im Endabschnitt des Darmes fanden sich einige sehr kleine, aber als solche unverkennbare PEYER'sche Plaques.

### **Hyperoodon rostratus (PONTOPPIDAN).**

Untersuchungen über den Darm des Döglings sind von HUNTER (1), DESLONGCHAMPS (12), VROLIK (14), ESCHRICHT (15), WEBER (33) und BOUVIER ausgeführt worden.

Seine Länge wurde von DESLONGCHAMPS, VROLIK, WEBER und BOUVIER gemessen. Dieser giebt eine Zusammenstellung der Messungsergebnisse. Danach verhält sich die Darmlänge zur Körperlänge nach der Angabe von:

DESLONGCHAMPS	bei einem ♂	wie	3,46 : 1,
VROLIK	„ „ ♀	„	4,6 : 1,
WEBER	„ „ ♀	„	4,9 : 1,
BOUVIER	„ „ ♀	„	3,95 : 1.

BOUVIER betont, daß dieser Verschiedenheit in der relativen Darmlänge keine sexuellen Unterschiede zu Grunde liegen.

Fehler der Messung seien ausgeschlossen. Es liege also eine beträchtliche individuelle Veränderlichkeit des Verhältnisses von Darm- und Körperlänge bei *Hyperoodon* vor.

Nach HUNTER, VROLIK und BOUVIER findet sich kein Blinddarm; VROLIK hebt außerdem noch hervor, daß keine Sonderung in Dünn- und Dickdarm vorhanden sei.

Derselbe berichtet in Uebereinstimmung mit DESLONGCHAMPS und BOUVIER, daß sich der Durchmesser des Darmes allmählich verringert. Eine terminale Erweiterung kommt nach des letztgenannten Autors Angabe nicht vor.

Die Wanddicke schwankt nach VROLIK zwischen 4 und 6 mm.

In den proximalen Teilen des Darmes findet sich eine wabige Anordnung der Schleimhaut. Alle sind darin einig, daß, je weiter pylorialwärts, in desto höherem Maße die Waben erster Ordnung in ihrem Grunde solche zweiter, ja sogar dritter Ordnung enthalten. Ebenso stimmen sie mit Ausnahme von BOUVIER, welcher hierüber nichts berichtet, überein, daß diese Waben nicht senkrecht zur Längsachse des Darmrohres stehen; VROLIK und DESLONGCHAMPS widersprechen aber den Angaben von HUNTER und ESCHRICHT in der Frage, nach welcher Richtung ihre Achsen geneigt seien.

Jene behaupten, daß sich die Waben pylorialwärts öffnen. VROLIK sucht dies durch die Angabe zu beweisen, er habe in diesen „zellen“ Reste von Cephalopodenschulpen gefunden; DESLONGCHAMPS, welcher den Darm nur von einer gelb-bräunlichen Masse ohne Hartgebilde erfüllt fand, erklärt, „durch diese Stellung ihrer Oeffnungen seien die Waben aufs beste in den Stand gesetzt, den Durchtritt des Speisebreies durch den Darm zu verlangsamen. HUNTER und ESCHRICHT dagegen berichten, die Waben seien analwärts geöffnet. Der letztere giebt hierüber an: „Eine Sonde, unter eine der größeren Klappen gebracht, tritt nach außen und vorn gleich in eine der kleineren Höhlen bis zum Boden derselben, wie man solches leicht an der äußeren Fläche des Darmrohres, etwa 1“ (= 26 mm) weiter nach vorn, sieht und fühlt.“

Die in den vorderen Darmteilen herrschende wabige Anordnung erhält sich nach HUNTER bis nahe an den Anus. Auch DESLONGCHAMPS giebt nur an, daß die „poches valvulaires“ in der ersten Hälfte des Darmkanales größer und zahlreicher sind als in der letzten. Nach der Darstellung BOUVIER's und VROLIK's dagegen folgt nach allmählichem Uebergange auf die Darmteile



mit Schleimhautwaben eine Strecke mit vorherrschenden Längsfalten. Diese sind nach BOUVIER durch regelmäßige niedrige Querfältchen verbunden, so daß die ganze Anordnung ein strickleiterähnliches Ansehen erhält. Die Querfältchen werden allwärts stetig unbedeutender und sind 30 cm vor dem Anus vollkommen geschwunden. — VROLIK berichtet nichts von queren Erhebungen zwischen den Längsfalten. Im letzten Teil des Darmes kommt nach ihm nochmals eine netzartig-maschige Anordnung der Schleimhautfalten zustande, später wird die Mucosa glatt und gewinnt kurz vor dem Anus 3 Reihen von Schleimhautfalten.

Nach ESCHRICHT entwickelt sich nach dem Afterende zu eine sehr merkwürdige Abänderung der Faltung: „Diese wird immer einfacher, die Höhlen enthalten zuletzt keine ähnlichen Zellen zweiter und dritter Ordnung, ihre Eintrittsöffnungen werden mehr länglich, viereckig, und die ganze bisher so eigentümliche Faltung besteht zuletzt nur aus zwei Systemen von Falten, von denen das eine stärkere immer mehr als Längsfalten, das andere schwächere als Querfalten auftritt — eine in der Reihe der Waltiere sehr gewöhnliche Form der Darmschleimfläche.“

VROLIK giebt an, daß keine Zotten im Darne von Hyperoodon vorhanden seien, giebt aber zu, daß dieser Befund durch den Zustand des von ihm untersuchten Exemplares veranlaßt gewesen sein könne.

Schließlich ist noch zu erwähnen, daß BOUVIER bis herab zu einer Entfernung von 5–6 cm vom Anus Drüsen beschreibt, welche gruppenweise in Krypten ausmünden. Danach wären die LIEBERKÜHN'schen Drüsen als zusammengesetzt tubulöse bei dem Döbling ausgebildet.

Zur eigenen Untersuchung stand mir der mit seinem Mesenterium aus seiner natürlichen Umgebung entnommene Darmkanal eines 55 cm langen Embryos zur Verfügung, an welchem der Anfangsteil mit der Ampulla duodenalis und vom distalen Ende mindestens das Rectum fehlte.

Eine Messung des mir übergebenen zusammenhängenden Darmteiles ergab eine Länge von 148,7 cm. Die Gesamtlänge des Darmkanales mag also etwas mehr als das Dreifache der Körperlänge betragen haben.

Der Umfang, an 5 Stellen gemessen, betrug fast durchgehend 11 mm mit ganz geringen Abweichungen. Ein Blinddarm war nicht vorhanden.

Die beträchtliche Längenausdehnung des durch die Abtrennung von der dorsalen Leibeswand geschaffenen freien Randes des Mesenteriums ließ im Verein mit der Anordnung der Darm-schlingen deutlich erkennen, daß das Darmrohr an einem an seiner Basis der Körperachse parallel verlaufenden Mesenterium commune befestigt gewesen war. Keine Spur einer Ueberkreuzung irgend einer Abteilung des Darmkanales durch eine andere war vorhanden, kein Zeichen, welches auf eine Querstellung eines gesonderten Teiles des Mesenteriums schließen ließ.

Die innere Darmwandung zeigte in den oberen Abschnitten einen wabigen Bau, gebildet von Schleimhautfalten, welche regellos ineinander übergingen, ohne daß man eine oder mehrere bestimmte Hauptrichtungen des Verlaufes einzelner Faltensysteme feststellen konnte. In der Tiefe der auf diese Art gebildeten Waben verliefen, wiederum in verschiedenen Richtungen, niedrigere Falten, welche ihrerseits Waben zweiter Ordnung umschlossen (Taf. XVI, Fig. 8).

Mikroskopische Längsschnittpräparate zeigten, daß die Ränder der die Waben umgrenzenden Falten analwärts gekehrt waren.

Je weiter analwärts, desto einfacher und übersichtlicher wird die Anordnung der Falten. Man sieht ein Faltensystem dominieren, welches von der Seite der Anheftung des Mesenteriums schräg nach den Seiten hin und pylorialwärts verläuft. Der Winkel, welchen diese dabei mit der Verlaufsrichtung des Darmes pylorialwärts bilden, ist ein ziemlich beträchtlicher, jedoch kleiner als ein rechter. Daneben finden sich in der Tiefe hier überall niedrigere, nicht ganz regelmäßig, in der Hauptsache aber quer zur Richtung der Hauptfalten verlaufende Fältchen (Taf. XVI, Fig. 9).

Die Regellosigkeit des Verlaufes der Faltensysteme in den oberen Darmteilen geht durch alle Uebergänge in die gleichmäßigere Anordnung in den hinteren Darmteilen über.

Diese allmählichere Veränderung vollzieht sich auf folgende Weise:

Indem die schrägen Hauptfalten der hinteren Partien vom mesenterialen Rande aus pylorialwärts divergieren, müssen sie natürlich auf der gegenüberliegenden Seite konvergieren. Dort vereinigen sie sich aber nicht nur mit ihren Enden, sondern man kann beobachten, daß sich häufig eine von ihnen über die Stelle des Zusammentreffens hinaus noch eine Strecke fortsetzt (Taf. XVI, Fig. 9).

Dadurch aber kommt eine Störung in die Anordnung in den vorausgehenden Darmteilen.

Man kann sich vorstellen, daß durch veränderte Zugwirkungen diejenigen quer zur Richtung der Hauptfalten verlaufenden Fältchen, welche auf dieser Seite des Darmrohres liegen, länger werden und sich höher erheben. Sie erreichen den Fuß der beiden Hauptfalten, zwischen denen sie verlaufen, und zwar gewöhnlich nicht gleichzeitig, steigen allmählich an der zuerst erreichten, später auch an der gegenüberliegenden empor und gelangen schließlich an der ersteren zu gleicher Höhe, wie diese selbst besitzt. So findet man sie thatsächlich in gewissen Teilen des Darmkanales ausgebildet.

Noch weiter pylorialwärts erkennt man überhaupt nicht mehr, daß sie ursprünglich nicht von gleicher Bedeutung waren, wie die Schrägfalten. Sie haben mit diesen eine durchaus gleichmäßige Höhe, Dicke und verhältnismäßige Starrheit erreicht. Gleichzeitig entstehen im Innern der sich bildenden Waben, wahrscheinlich auch wieder durch Zugwirkung, sekundäre Fältchen. — Indem nun diese Störung der ursprünglichen Anordnung in progressivem Maße pylorialwärts weitergeht, breitet sich die damit verbundene Entwicklung von der dem Mesenterialrande gegenüberliegenden Seite nach rechts und links immer weiter aus, bis in den vorderen Partien die ganze Innenfläche in unregelmäßig umgrenzte Waben mit sekundären Waben gegliedert erscheint.

Zu erwähnen ist noch, daß sich im ganzen Darmkanale, soweit er zur Untersuchung vorlag, walzenförmige, an ihrem Ende abgestumpfte Zotten vorfanden.

#### **Mesoplodon bidens** SOWEBRY.

TURNER (32) fand, daß die Schleimhautfalten eine netzartige Anordnung zeigen. Die einzelnen so gebildeten Maschen sind wiederum in mehrere kleine Taschen geteilt.

Dennach wäre die Anordnung bei *Mesoplodon* eine durchaus ähnliche wie im oberen Teile des Darmes von *Hyperoodon*.

#### **Ziphius spec.**

SCOTT und PARKER (36) berichten, daß der Darm von *Ziphius* keine Sonderung in Dünn- und Dickdarm zeigt und in allen seinen Abschnitten einen gleichmäßig kreisrunden Querschnitt besitzt. Er hatte bei einem 4,85 m langen Tiere eine Länge von 22,55 m, verhielt sich also in dieser Hinsicht zur Körperlänge wie 4,649 : 1.



Seine Innenfläche war mit Scheimhautfalten versehen, die, in verschiedenen Richtungen sich kreuzend, netzartig miteinander verbunden waren.

Diese Gestaltung entspricht ebenfalls der von Hyperoodon bekannten.

### **Balaenoptera physalus (L.).**

MURIE (18) untersuchte ein Exemplar von 18,28 m Länge, dessen Dünndarm vom Pylorus an 75,589 m maß. Der Umfang desselben betrug in den oberen Teilen ungefähr 17,8 bis 27,9 cm. Die Länge des Dickdarmes wurde nicht genau festgestellt; MURIE schätzt sie auf höchstens 12,50 m.

Das Coecum besaß mäßige Größenverhältnisse und hatte eine lichte Weite von 29,37 cm.

Die Mucosa des Mitteldarmes zeigte nach MURIE zwei Falten-systeme, und zwar Längsfalten, von zahlreichen queren Erhebungen gekreuzt, so daß eine Reihenfolge von zweierlei Vertiefungen entstand („the whole forming a series of cavities of two sizes“).

Im Coecum und durch das Colon bis ins Rectum sich fort-pflanzend findet er Querfalten, welche im Coecum nahe neben-einander liegen und eine beträchtliche Breite haben, allmählich aber schmaler werden und durch weitere Abstände voneinander getrennt sind.

Für eigene Untersuchungen standen zu meiner Ver-fügung:

- 1) eine ♂ Embryo von 81,6 cm Rückenlänge,
- 2) ein ♀ Embryo von 122 cm Rückenlänge,
- 3) der aus dem Körper entnommene Darmkanal eines Embryos von 104 cm Länge.

Nach Eröffnung der Leibeshöhle zeigte es sich, daß der hauptsächlich von den Dünndarmschlingen gebildete Darmknäuel sich nur wenig weiter als die Leber distalwärts erstreckte und einen großen Teil der Nieren unbedeckt ließ (Taf. XVII, Fig. 10 u. 11). Stets war ein kurzer, aber deutlich entwickelter Blinddarm an der Grenze von Mittel- und Hinterdarm vorhanden. Ein kurzes Colon transversum war durch eine fast rechtwinklige Flexura coli sinistra scharf vom Colon descendens abgesetzt, während es durch eine weniger deutliche, schwach bogenförmige Flexura coli dextra mit dem Colon ascendens in Verbindung stand. — Eine Grenze von Colon descendens und Rectum ist äußerlich nicht wahrnehmbar. Sie bilden ein zusammenhängendes Rohr mit glatter Außenfläche,



das fast geradegestreckt verläuft und in seiner ganzen Ausdehnung nur wenige sanfte Wellenkrümmungen aufweist, welche eben hinreichen, den Eindruck der starren Geradlinigkeit aufzuheben.

Es findet eine Ueberkreuzung einer gesonderten Radix mesenterii durch eine deutliche Flexura duodeno-jejunalis und ventral davon durch den Colonbogen statt. Die Dünndarmschlingen beginnen unmittelbar hinter der Durchtrittsstelle der ersteren unter dem Mesenterium. Durch die von der Radix mesenterii ausgehende, sehr straffe und sehr wenig nachgiebige Mesenterialplatte sind nicht nur die Mitteldarmschlingen, sondern auch Colon ascendens und transversum an der hinteren Leibeswand befestigt. Das ganze Gebilde repräsentiert nichts weiter als die primitive embryonale Nabelschlinge, deren Schenkel sich in der der Richtung des Uhrzeigers entgegengesetzten Richtung umeinander gedreht und sich schließlich überkreuzt haben, worauf der absteigende Schenkel die Menge der Mitteldarmschlingen aus sich hervorgehen ließ. Diese sind infolge der Starrheit der Mesenterialplatte, welche den Krümmungen des Mitteldarmes nur in einer entsprechenden Zahl steifer Krausen und Fältchen nachgiebt, gezwungen, um einander ausweichen zu können, sich gruppenweise rechts und links von der Fläche des Mesenteriums zu verlagern.

Die Ueberlagerung des absteigenden Teiles des Duodenum durch das Colon ascendens zeigt Taf. XVII, Fig. 12.

Die Maße der einzelnen Darmabschnitte waren folgende:

1) ♂ Embryo von 81,6 cm Rückenlänge:

Länge des Mitteldarmes	4,226 m,
„ „ Hinterdarmes	0,274 „
„ „ Blinddarmes	0,011 „

Der Umfang betrug:

11,6 cm hinter dem Pylorus	1,9 cm,
231 „ „ „ „	1,5 „
17 „ vor der Einmündung in den Hinterdarm	1,1 „
Umfang des Coecum	1,6 „
„ „ Colon ascendens	1,8 „
„ „ „ descendens im Anfange	1,9 „

Die Darmschlingen sind am Beginn des Mitteldarmes größer, weiter und freier; sie werden allmählich immer kürzer, die einzelnen Schleifen drängen sich immer näher zusammen.

2) ♀ Embryo von 122 cm Rückenlänge:

Länge des Mitteldarmes	5,698 m,
„ „ Hinterdarmes	0,42 „
„ „ Blinddarmes	0,014 „

Der Umfang dieses Darmes betrug:

16 cm	hinter dem Pylorus	2,4 cm,
194	„ „ „ „	1,8 „
403	„ „ „ „	1,4 „
19	„ vor der Einmündung in den Hinterdarm	1,6 „
4	„ „ derselben	1,7 „
	Umfang des Coecum	2,9 „
	„ „ Colon ascendens an der Einmündung des Mitteldarmes	2,8 „
	„ „ Colon ascendens 4 cm höher	2,6 „
	„ „ „ descendens	2,3 „
	„ „ Rectums	2,2 „

Die Innenfläche zeigt charakteristische Faltenbildung der Schleimhaut. Die Hauptrichtung dieser Falten ist im Dünndarme eine schräge, und zwar beginnen dieselben mit großer Regelmäßigkeit in der Linie, in welcher an der Außenseite das Mesenterium angeheftet ist, und ziehen von dort aus in ziemlich spitzem Winkel pylorial- und seitwärts. Sie zeigen sich auf dem Querschnitt in den proximalen Teilen zahlreicher als in den weiter distal gelegenen, und zwar geschieht diese Abnahme allmählich.

So zeigten sich bei dem:

- 1) Embryo von 122 cm Länge
 

14,3 cm	hinter dem Pylorus	10	Schrägfalten,
4 m	„ „ „ „	7	„
	kurz vor dem Coecum	7	„
- 2) Embryo von 104 cm Länge
 

15 cm	hinter dem Anfang	9	„
56,4	„ dahinter	8	„
52	„ vor dem Coecum	7	„
- 3) Embryo von 81,6 cm Länge
 

28,1 cm	hinter dem Pylorus	8	„
253,6	„ „ „ „	6	„
	kurz vor dem Coecum	5	„

Neben diesen finden sich namentlich in den oberen Teilen des Darmes der älteren beiden Embryonen Falten zweiter Ordnung, welche die Verlaufsrichtung dieser ersten kreuzen. Aber sie verbinden nicht zwei benachbarte Schrägfalten miteinander, sie reichen nicht von der einen bis zur anderen hin, sondern sowohl von der proximalen, wie von der distalen Fläche der primären Falten strahlen sie zu den benachbarten herüber. Dabei greifen

sie gegenseitig in die Lücken zwischen den gegenüberliegenden ein (Taf. XVII, Fig. 13).

Im Coecum, wie im gesamten Colon der beiden älteren Embryonen waren keine eigentlichen Falten vorhanden, wohl aber war die Schleimhaut in sehr regelmäßigen, kurzen Abständen ringförmig verdickt (Taf. XVII, Fig. 16). 12—14 cm vor dem Anus verschwanden diese Anschwellungen; von da an war die Schleimhaut glatt.

Die ganze Oberfläche des Mittel- wie des Hinterdarmes zeigte sich zudem rau, im Anfang des Mitteldarmes mehr flockig. Sie war überall dicht mit walzenförmigen, abgestumpften Zotten besetzt, welche im distalen Teile des Mitteldarmes dadurch am meisten auffielen, daß die Schleimhautfalten dort niedriger waren und ganz allmählich pylorialwärts an Höhe zunahmen. (Vergl. Taf. XVII, Fig. 13, 14, 15).

Am Uebergange des Mitteldarmes in den Hinterdarm tritt eine Valvula ileo-coecalis bei diesen Embryonen nicht deutlich hervor; durchschneidet man aber die Darmwandung, so sieht man auch in dem jüngsten (81,6 cm langen) die Ringmuskelschicht bis dicht unter die innere Schleimhautoberfläche vordringen.

#### **Balaenoptera musculus L.**

Die Beschreibung eines 227 cm langen Embryos durch WEBER (33) zeigt, daß Gliederung und Verlagerung des Darmkanales in derselben Weise ausgebildet ist, wie es im Vorhergehenden für *Balaenoptera physalus* (L.) dargestellt wurde.

Eine genaue Messung hat weder er, noch TURNER (23) vorgenommen.

Der Umfang der von diesem untersuchten Darmteile schwankte zwischen 50 und 76 cm. An der Schleimhaut der Innenfläche fand er starke „Valvulae conniventes“, von denen einige sich über zwei Drittel, andere über die Hälfte des Umkreises der Innenseite erstreckten. Die stärksten ragten wenigstens 2,5 cm in das Darm-lumen vor. Die Muscularis des Darmes war dick und Längs- wie Ringfaserschicht kräftig entwickelt.

#### **Balaenoptera rostrata (FABR.).**

Der Darmkanal dieses Bartenwales wurde untersucht von HUNTER (1), VROLIK (11), ESCHRICHT (15), CARTE und MACALISTER (21), PERRIN (24), WEBER (33) und STRUTHERS (42, S. 132).

Aus den Berichten von HUNTER, ESCHRICHT, CARTE und MACALISTER und WEBER geht hervor, daß Gliederung, Verlagerung und mesenteriale Befestigung derjenigen von *Balaenoptera physalus* (L.) und *Balaenoptera musculus* L. entspricht. Nur das Colon transversum ist nach WEBER hier äußerst kurz und bildet eigentlich nur einen stark bogenförmigen Uebergang des Colon ascendens in das Colon descendens.

Nur VROLIK beschreibt die Situsverhältnisse in einer ganz abweichenden Weise. Indessen ist es sicher, worauf auch ESCHRICHT hinweist, daß sein Exemplar infolge starker Gasansammlungen im Magen bezüglich der proximal gelegenen Teile des Tractus intestinalis postmortale Lageveränderungen aufwies.

Die Länge des Darmes ist mit Ausnahme von VROLIK und WEBER von sämtlichen eingangs genannten Autoren gemessen worden. Das Verhältnis zwischen Darmlänge und Körperlänge fanden:

HUNTER	wie 5,5 : 1,
ESCHRICHT	„ 5,3 : 1,
CARTE und MACALISTER	„ 6,275 : 1,
PERRIN	„ 5,264 : 1.

Die Länge des Dünndarmes verhielt sich zu der des Körpers nach den Messungen von HUNTER wie 5 : 1, nach CARTE und MACALISTER wie 5,82 : 1, nach PERRIN wie 4,87 : 1, nach STRUTHERS wie 4,655 : 1.

ESCHRICHT hat durch Vergleichung verschieden alter Embryonen gefunden, daß der Dünndarm bei den jüngeren verhältnismäßig weit kürzer ist. So fand er ihn bei einem 28,8 cm langen Foetus kaum  $2\frac{1}{2}$  mal, bei einem 89 cm langen Embryo ungefähr 4mal so lang wie den Körper und giebt an, daß er nach der Geburt wohl das Fünffache der Körperlänge erreichen mag.

Hingegen scheine der Dickdarm fast die gleiche Länge von etwa  $\frac{1}{3}$  der Körperlänge beizubehalten. So maß er bei einem 0,209 m langen Embryo 0,0585 m, bei einem 0,288 m langen 0,0845 m, bei einem 0,8965 m langen 0,301 m.

Nach der Messung HUNTER's war der Hinterdarm halb so lang wie der Körper; nach der von CARTE und MACALISTER verhielt sich die Länge des Dickdarmes zur Körperlänge wie 1 : 2,45, nach der PERRIN's wie 1 : 2,57.

Der Blinddarm vergrößert sich bei den Embryonen nach ESCHRICHT nur sehr wenig mit zunehmendem Alter. Seine relative Länge nahm ungefähr von  $\frac{1}{45}$  bis etwa  $\frac{1}{30}$  der Körperlänge zu.



Nach der Messung von CARTE und MACALISTER verhielt sich seine Länge zu der des Körpers wie 1 : 28,75.

Ueber den Umfang des Darmes haben ESCHRICHT für Embryonen verschiedener Größe, CARTE und MACALISTER für das von ihnen untersuchte Exemplar Mitteilungen gemacht. Jener hebt hervor, daß bei kleineren Embryonen der Dickdarm nur die Weite des Dünndarmes hat, bei größeren etwa den doppelten Durchmesser erreicht, „also wohl um 4mal weiter“ war, „welches Verhältnis nach der Geburt nicht bedeutend mehr zuzunehmen scheint“. Nach CARTE und MACALISTER schwankt der Umfang in den verschiedenen Abteilungen des Dünndarmes zwischen 10,2 und 13,97 cm, und zwar war das Duodenum am weitesten, das Jejunum am engsten, das Ileum hielt die Mitte. Der Dünndarm nahm also allmählich vom Duodenum aus an Umfang ab und gegen sein Ende hin wieder zu.

Am Anfang des Hinterdarmes ist der Umfang sehr groß und nimmt allmählich bedeutend ab, er beträgt am Coecum 17,8 cm, in der Mitte des Verlaufes des Colons 12,7 cm, am Rectum in der Nähe des Anus 5,1 cm.

Im Verlaufe des Dünndarmes fanden dieselben in verschiedenen Abständen voneinander 4 merkwürdige Erweiterungen ausgebildet. Indessen aus dem Umstande, daß an deren breitesten Stellen die Muscularis fast ganz fehlte, so daß scheinbar nur Mucosa und Serosa an diesen Strecken die Darmwand bildeten, geht deutlich hervor, daß diese Erweiterungen erst postmortal durch Auftreibung infolge von Gasansammlungen entstanden sein müssen. Ueberdies wären sie, wenn ihr Vorkommen ein normales wäre, von anderen Beobachtern ebenfalls gefunden worden.

Die Ausbildung der Mucosa ist von HUNTER, VROLIK, ESCHRICHT, CARTE und MACALISTER und STRUTHERS untersucht worden.

Nach HUNTER haben die Falten der Schleimhaut nur im Duodenum eine bestimmte Richtung und Anordnung. Dort sind es in einiger Entfernung voneinander stehende Längsfalten, zwischen denen sich seitliche Querfalten finden. In den übrigen Teilen des Dünndarmes aber ist der Verlauf der Falten ein unregelmäßiger, je nach dem kontrahierten oder erschlafften Zustande der Muscularis verschiedener; bei Kontraktion der Längsmuskelschicht stellen sie sich longitudinal und zeigen „a serpentine course“.

In Colon und Rectum dagegen finden sich Schleimhautfalten, über deren Verlaufsrichtung er nichts Näheres angibt; vielmehr

beschränkt er sich auf die Erklärung, daß sie vollkommen vom Grade der Kontraktion des Darmes abhängig seien. In den letzten 10—13 cm ist das Rectum eng, drüsig, seine Innenfläche glatt; der Anus selbst ist sehr eng.

Ganz im Gegensatz zu dieser Darstellung beschreibt VROLIK im Dünndarm Querfalten als das hauptsächliche Faltensystem. Nach ESCHRICHT ziehen vom Ende der Ampulla duodenalis bis zum Blinddarm herab 5 oder 6 Längsfalten; „dazu kommen aber noch zahlreiche Querfalten, die jedoch weder zu zählen, noch zu messen sind, indem die Schleimhaut des Vaagewalles überhaupt sehr schlaff ist, und die Falten, zumal die Querfalten, durch das Ziehen leicht verwischen“. Im Dickdarm fand er sehr ausgesprochene Querfalten dicht aneinander stehend und fast ringförmig.

Die gründlichste Beschreibung dieser Verhältnisse haben CARTE und MACALISTER gegeben. Sie finden in den oberen Teilen des Darmes in verschiedenen Abständen an der Innenwand angeordnet, stets in gleicher Entfernung vom Pylorus 5 oder 6 Falten, die „hauptsächlich (principally)“ in der Längsrichtung angeordnet waren. Diese waren hier und da durch Querfalten verbunden, welche am besten am konkaven Rande, der Anheftungsseite des Mesenteriums, ausgeprägt waren. Mitunter flossen die primären Falten unter einem spitzen Winkel zusammen. Ihre Erhebung über die übrige Schleimhaut betrug 12,7—19,05 mm, die der Querfalten etwas über 6,35 mm. Im Ileum nehmen die Querfalten an Größe zu und verdrängen die anderen. Am Colon endlich beschreiben CARTE und MACALISTER eine nicht deutlich ausgeprägte Reihe von Einschnürungen.

STRUTHERS beschreibt ebenfalls in den oberen zwei Dritteln des Dünndarmes Längsfalten, 6—7 an Zahl, in der Breitenausdehnung des aufgeschnittenen Darmrohres, zwischen ihnen sekundäre, quergerichtete Unebenheiten, in dem unteren Drittel dagegen vorherrschend Querfalten, die dort eng aneinander gedrängt erscheinen. Im Colon findet er Querfalten, die schwach ausgebildet schon im Blinddarm beginnen.

Die Scheimhaut des Dünndarmes fand VROLIK mit Zotten besetzt. Auch ESCHRICHT hebt hervor, daß sie „nach der Geburt wenigstens“ mit etwa 2,18 mm hohen Zotten reichlich besetzt ist, so deutlich, wie er es bei keinem anderen Wale gefunden habe.

Lymphnoduli haben VROLIK und CARTE und MACALISTER im Dünndarm gefunden.

Während sich jener darauf beschränkt, ihr Vorkommen festzu-

stellen, berichten die letzteren, daß sich Haufen von Solitärfollikeln im Jejunum, Solitärfollikel und ausgedehnte PEYER'sche Plaques im Ileum vorfinden.

### **Megaptera boops** (FABR.).

Der Darm des Buckelwales ist von ESCHRICHT (15) untersucht worden.

Seine Ergebnisse sind folgende: Die Verlagerung des Darmes in der Bauchhöhle und auch die Ausmessungen des Dünndarmes und Dickdarmes sind im allgemeinen dieselben beim „Keporkak“, wie bei *Balaenoptera rostrata*. Bei einem 78,6 cm langen Embryo fand er den ziemlich stark geknäuelten Dünndarm gegen 4mal so lang als den Körper, bei einem 183,4 cm langen etwas über 4mal so lang. Der Dickdarm hatte auch hier etwas über  $\frac{1}{3}$  der Körperlänge. Der Blinddarm ist verhältnismäßig kürzer als beim „Vaagewall“, etwa  $\frac{1}{120}$  der Körperlänge bei dem 78,6 cm langen Embryo.

Die Schleimhaut zeigt folgende Verhältnisse:

„Den ganzen Dünndarm entlang sitzen sehr starke Querfalten, durch Reihen von kurzen Längsfalten dermaßen verbunden, daß sie mit ihnen zusammen die ganze Darmfläche in gleichseitig viereckige Räume abteilen. Die Querfalten laufen alle miteinander parallel, jedoch nicht streng in die Quere, sondern zugleich etwas schräg. Jede Querfalte nimmt fast die ganze Weite des Darmes ein, nämlich bis auf die zunächst an der Insertionsstelle des Gekröses liegenden Regionen. Sämtliche Falten haben eine bedeutende Höhe, sind aber stark geneigt, namentlich so, daß ihre freien Ränder nach hinten sehen. Jedes der Vierecke, von 2 der kleinen Längsfalten und 2 gleich langen Teilen der Querfalten gebildet, stellt die Mündung einer Höhle dar. Durch niedrigere Vorsprünge wird jede der Höhlen in etwa vier Räume geteilt, welche 1—2—3“ (= 2,6—5,2—7,8 cm) tiefe Blindsäcke darstellen, deren blinde Enden, als Folge der starken Neigung der Falten, zwischen 1—3“ weiter nach vorn an die äußeren Darmhäute stoßen.“

„Die Schleimfläche ist sammetartig, jedoch nicht durch Zotten, ähnlich den Darmzotten der Säugetiere und Vögel, sondern eher durch eine feine Faltung, wie z. B. am Darne des Störs.“

„Die eben beschriebene Form der Darmschleimfläche ist bereits beim 91,7 cm langen Foetus sehr deutlich ausgesprochen. Nur sind die Zellen ungleich weniger tief, und zusammen erscheinen sie wie ein schönes Netzwerk der ganzen Dünndarmfläche entlang.“

Im Dickdarm finden sich dieselben deutlichen, dicht aneinander stehenden und fast ringförmigen Querfalten, wie bei *Balaenoptera rostrata*.

## II. Zusammenfassung.

Fassen wir nun zum Zwecke späterer Vergleichung die im Vorigen mitgeteilten Befunde zusammen, so müssen wir von vornherein die Zahn- und die Bartenwale als Tiergruppen verschiedenen Ursprunges getrennt behandeln. Ferner wird es sich empfehlen, unter den Zahnwalen vorläufig die teutophagen von den nicht teutophagen Formen gesondert zu betrachten, um feststellen zu können, ob und gegebenen Falles in welcher Wechselbeziehung die Art der Nahrung zu der Gestaltung des Darmes dieser Gruppen steht.

Hierbei folgen wir zunächst der von ESCHRICHT (15) gegebenen und von BOUVIER (35) angenommenen und ergänzten Einteilung der Wale nach der Art ihrer Nahrung, soweit sie die Zahnwale betrifft.

### A. Nicht teutophage Zahnwale

In dieser Gruppe finden wir Gattungen mit der verschiedenartigsten Ausbildung des Darmes:

*Phocaena communis* LESS.,  
*Delphinus delphis* L.,  
*Lagenorhynchus albirostris* GRAY,  
*Orca gladiator* GRAY,  
*Orcella brevirostris* OWEN,  
*Platanista gangetica* (LEBECK).

Sie alle stimmen in der Befestigung des Darmes durch ein Mesenterium commune, sowie, mit einziger Ausnahme von *Platanista*, im Mangel eines Blinddarmes überein.

Dagegen zeigen sie bezüglich des Verhaltens ihrer Darmlänge zur Körperlänge die mannigfachsten Verhältnisse, wie die folgende Aufstellung zeigt.

Verhältnis der Darmlänge zur Körperlänge bei:

<i>Phocaena</i>	wie 11,4	: 1 (G. CUVIER),
„	„ 12	: 1 (RAPP),
„ ♂	„ 11,715	: 1 (Verf.),



Phocaena ♀	wie	11,95	: 1 (Verf.),
„	„	14	: 1 (JACKSON),
Delphinus (Foetus)	„	6,5	: 1 „
„	„	15	: 1 (RAPP),
Lagenorhynchus	„	8,8	: 1 (WEBER),
Orca	„	8	: 1 (ESCHRICHT),
„	„	8	: 1 (REINHARDT),
Orcella	„	8	: 1 (ANDERSON),
Platanista	„	4,3	: 1 „

Hieraus geht hervor, daß *Phocaena* und *Delphinus delphis* von den Tieren dieser Gruppe den weitaus längsten Darm besitzen, *Platanista* gegenüber den anderen einen auffallend kurzen Darm, während die übrigen in der Mitte stehen.

Die Anordnung der Schleimhautfalten zeigt noch größere Verschiedenheiten. Hierbei ist *Orcella* mit unregelmäßigen, bald längs, bald quer oder schräg verlaufenden Schleimhautfalten am primitivsten ausgestattet. Ebenso entfernt sich auch *Platanista* mit seinen ein wenig schräg gestellten *Valvulae conniventes*, die hier und da durch Verbindungsfalten miteinander zusammenhängen, von der bei den übrigen herrschenden Anordnung.

Bei diesen, und zwar *Phocaena*, *Delphinus* und *Lagenorhynchus*, verlaufen die Schleimhautfalten in der Längsrichtung, bei den beiden ersteren durch seltene und unregelmäßig verlaufende, bei *Lagenorhynchus* mit Ausnahme des Endabschnittes des Darmes durch dicht gedrängte, quere Erhebungen verbunden. Da diese nach den oberen Teilen hin an Stärke zunehmen, so entstanden dort bei *Lagenorhynchus* vierseitig begrenzte, Alveolen ähnliche Räume.

Besonders sei hier noch darauf hingewiesen, daß die einzelnen Längsfalten, wie bei *Phocaena* nachgewiesen wurde, nicht den Darm in seiner ganzen Länge durchziehen, sondern daß sie anal wie pylorialwärts allmählich verstreichen. Ebenso kann nicht aufrecht erhalten werden, daß sie an der dem Mesenterialansatz gegenüberliegenden Seite am stärksten entwickelt seien, sondern man findet durch Vergleichung verschiedener Querschnitte, daß jede einzelne Falte, mag sie nun im Umkreis der inneren Darmwandung wo immer sich befinden, verschieden weit in das Lumen vorspringt, je nachdem sie mehr in der Mitte ihres Verlaufes oder an ihrem Ende getroffen ist. — Schließlich muß noch erwähnt werden, daß plötzliche Kaliberschwankungen des Darmrohres bei nicht teutophagen Zahnwalen im allgemeinen nicht angetroffen

werden. Die einzige Ausnahme macht hier wiederum Platanista, bei welchem der nach seinem Ende hin bedeutend verengte Dünndarm durch eine feine Oeffnung in den weiten Dickdarm ausmündet. Im übrigen finden wir nur ganz allmähliche Aenderungen des Umfanges. Eine allgemein gültige Anschauung über die Weitenverhältnisse des Darmes der nicht teutophagen Wale läßt sich infolge der gerade in diesem Punkte spärlichen Berichte nicht gewinnen; doch scheint es, wenigstens für Delphinus und, nach CLELAND's Mitteilung, für Lagenorhynchus, wahrscheinlich zu sein, daß sich ihr Darm ebenso, wie der von Phocaena, nachdem er sich in den ersten drei Vierteln seines Verlaufes allmählich verengt hat, gegen sein Ende hin nochmals erweitert und erst kurz vor dem After sich wiederum verengt.

### B. Teutophage Zahnwale.

Alle Gattungen dieser Gruppe, zu welcher BOUVIER nach ESCHRICHT's Vorgange außer den Physeteriden FLOWER's dessen Beluginae und Globiocephalus, sowie nach den Angaben P. FISCHER's und BURMEISTER's Grampus und Pontoporia zählt, stimmen in der Befestigung des Darmes durch ein Mesenterium commune und in dem gänzlichen Fehlen eines Coecums überein.

Ueber die auch in dieser Gruppe äußerst verschiedenen Längenverhältnisse des Darmes mag die folgende Zusammenstellung Aufschluß geben.

Verhältnis der Darmlänge zur Körperlänge bei:

Globiocephalus melas	9	: 1 (MURIE),
"      "	8	: 1 (JACKSON),
"      "	7	: 1 (WILLIAMS),
"      " (Embryo)	$6\frac{1}{2}$	: 1 (GULLIVER <sup>1)</sup> ),
Grampus rissoanus	7	: 1 (MURIE),
Delphinapterus leucas	$6\frac{1}{3}$	: 1 (BARCLAY),
"      "	6	: 1 (WYMAN),
"      "	$6\frac{1}{3}$	: 1 (WATSON und YOUNG),
"      "	$7\frac{1}{3}$	: 1 (STRUTHERS),
"      "	3,467	: 1 (Verf.),
(Embryo von 22,9 cm)		
Monodon monoceros	11	: 1 (nach MECKEL, ohne Angabe des Autors),

1) Citat nach WATSON und YOUNG (29).

Pontoporia	32	: 1 (BURMEISTER),
Physeter macrocephalus	16 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>	: 1 (JACKSON),
Hyperoodon rostratus ♂	3,46	: 1 (DESLONGCHAMPS),
„ „ ♀	3,95	: 1 (BOUVIER),
„ „ ♀	4,6	: 1 (VROLIK),
„ „ ♀	4,9	: 1 (WEBER),
Ziphius spec.	4,649	: 1 (SCOTT und PARKER),
Ziphiorhynchus cryptodon	5	: 1 (BURMEISTER)

Man ersieht daraus, daß die Ziphioiden einerseits, andererseits die teutophagen Delphininen unter sich ziemlich gleiches Verhalten zeigen. Delphinapterus steht in der Mitte zwischen beiden Gruppen, während Monodon, Physeter und vor allen anderen Pontoporia Verhältnisse aufweisen, die sich weit von denen der übrigen entfernen.

Hinsichtlich der Schleimhautfalten der Innenwand zeigt Delphinapterus die einfachsten Verhältnisse. Im ganzen Verlaufe des Darmes, bis etwa 30 cm vor dem Anus eines erwachsenen Exemplares treten Querfalten auf, welche in der ersten Hälfte seines Verlaufes am stärksten entwickelt sind und am dichtesten stehen. Darauf werden sie schwächer und weniger zahlreich, um gegen das Ende zu weiterhin an Stärke ab-, dafür aber an Zahl wieder zuzunehmen. Auch Globiocephalus und Grampus zeigen in den oberen Darmteilen Querfalten von starker Entwicklung, an deren Stelle nach der Mitte zu ein System sich kreuzender, schräg und längs verlaufender Schleimhautfalten tritt. Von diesen wiederum werden gegen das Ende des Darmverlaufes hin die schrägen immer schwächer und spärlicher, so daß schließlich nur noch die Längsfalten zu beobachten sind.

Recht eigenartige Verhältnisse zeigen die Physeteriden, und unter diesen weicht das Verhalten Physeters von dem der Ziphioiden ab.

Der erstere zeigt im Verlaufe seines Darmkanales in verschiedenen Strecken fünf verschiedene Arten der Entwicklung seiner Innenwand, die freilich nicht unvermittelt aufeinander folgen, sondern allmählich ineinander übergehen. Im Anfange des Darmtractus ist dessen Schleimhaut glatt, worauf zunächst kurze Valvulae conniventes in allmählich zunehmender Zahl und Größe sich von der übrigen Mucosa erheben. Diese nehmen nach und nach eine schräge Stellung zur Verlaufsrichtung der Darmwand an, so daß auf Querschnitten der Anschein eines spiraligen Verlaufes der Schleimhautfalten hervorgerufen wird. Zu Beginn des



letzten Sechstels des Darmtractus findet sich dann die Mucosa an der dem Mesenterialansatze gegenüberliegenden Seite glatt, in den übrigen Teilen des inneren Umfanges mit unregelmäßigen Runzeln bedeckt. Zuletzt hört auch dieses auf, und die Schleimhaut entbehrt aller Falten oder selbst runzeligen Erhebungen.

Die Ziphioiden schließlich zeigen in den ersten Teilen ihres Darmverlaufes von unregelmäßig ineinander laufenden Falten umgrenzte Waben, die wiederum in ihrer Tiefe faltige Erhebungen zweiter und dritter Ordnung erkennen lassen, welche ihrerseits Waben zweiter und dritter Ordnung umgrenzen. Je weiter nach hinten, desto mehr tritt ein System vom mesenterialen Rande schräg nach pylorialwärts verlaufender Falten in den Vordergrund, welche durch kleinere Falten zweiter Ordnung zunächst noch in Verbindung stehen. Diese bleiben mehr und mehr in der Tiefe zwischen den Hauptfalten verborgen, indem sie sich mit einem ihrer Enden an eine derselben anlehnen, mit dem anderen in der Tiefe verstreichen.

Plötzliche Kaliberveränderungen des Darmrohres treten bei den Teutophagen nirgends auf. Die vereinzelte Angabe RAPP's nach MANDT, daß bei Monodon eine Scheidung in Dünn- und Dickdarm bestehe, ist zu wenig ausführlich, um hier berücksichtigt werden zu können.

Ueber die Weitenverhältnisse des Darmrohres wird von Grampus, Delphinapterus und Hyperoodon berichtet, daß eine allmähliche Verschmälerung vom Ende der Ampulla duodenalis an bis zum Anus hin erfolgt, während bei Globiocephalus und Physeter nach der anfänglich gleichmäßigen langsamen Verschmälerung bei ersterem im letzten  $\frac{1}{12}$ , bei Physeter sogar im letzten  $\frac{1}{20}$  des Verlaufes nochmals eine ziemlich rasche, aber doch allmählich fortschreitende Erweiterung folgte, bevor sich der Darm zum After hin verengerte.

### C. Bartenwale.

Die Bartenwale zeigen sämtlich eine Gliederung ihres Darmkanales in einen Dünndarm und Dickdarm und stimmen auch darin überein, daß sie an der Einmündungsstelle des ersteren in diesen ein deutlich entwickeltes Coecum besitzen. RAPP berichtet zwar im Anschluß an ROUSSEL DE VAUZÈME, daß dem „eigentlichen Wallfisch der südlichen Hemisphäre“ der Blinddarm fehle, indessen ist dies wenig wahrscheinlich, da nach LACÉPÈDE der „Baleine franche“ ein echtes Coecum zukommt.



Ueber die Mesenterialverhältnisse des Grönlandswales und des Nordkapers liegen keinerlei Mitteilungen vor. Die Finnwale stimmen in dieser Beziehung unter sich völlig überein. Stets findet sich eine ununterbrochen fortlaufende Mesenterialplatte, welche proximalwärts von der Rectum und Colon descendens tragenden Strecke eine große Darmschleife festhält, deren absteigender Schenkel durch die Masse der Dünndarmschlingen dargestellt wird, während der aufsteigende aus Colon ascendens und transversum besteht. Indem nun unter Teilnahme der sie festhaltenden Mesenterialplatte eine Drehung der beiden Schenkel umeinander im umgekehrten Sinne der Urzeigerdrehung um mehr als  $180^{\circ}$  stattgefunden hat, zeigt sich die Radix mesenterii umgriffen von einem durch Duodenum und den Anfangsteil des Jejunum gebildeten, nach rechts und proximalwärts offenen Bogen, sowie ventral hiervon von einem distalwärts offenen Colonbogen.

Das Verhältnis von Darmlänge zur Körperlänge ist bei den verschiedenen Gattungen und Arten der Bartenwale, soweit hierüber Untersuchungen angestellt worden sind, ein wenig wechselndes.

Es beträgt bei:

Balaenoptera physalus (L.)	[Embryo von	81,6 cm Länge]	5,25 : 1 (Verf.),
„ „ „	[Embryo von	122 cm Länge]	5,026 : 1 (Verf.),
„ rostrata (FABR.)			5,5 : 1 (HUNTER),
„ „ „			5,3 : 1 (ESCHRICHT),
„ „ „			6,275 : 1 (CARTE und
			MACALISTER),
„ „ „			5,264 : 1 (PERRIN),

Megaptera boops (FABR.) [Embryonen] ca.  $4\frac{1}{3}$  : 1 (ESCHRICHT).

Noch weit konstanter ist das Verhältnis der Länge des Dickdarmes zur Körperlänge, welches sich bei den von ESCHRICHT an Balaenoptera rostrata und Embryonen von Megaptera boops angestellten Untersuchungen, wie auch bei den vom Verfasser untersuchten Embryonen als  $\frac{1}{3}$  : 1 herausstellte.

Die Gestaltung der Darmschleimhautfläche von Balaenoptera physalus (L.), Balaenoptera rostrata und Megaptera boops lassen sich auf denselben Typus zurückführen. Im Coecum und Dickdarm ist dieselbe bei allen dreien von ringförmigen, mehr oder weniger dicht aneinander gereihten Falten oder wulstigen Erhebungen bedeckt. Und nur im Dünndarm zeigt Megaptera eine Abweichung von den beiden anderen. Balaenoptera rostrata be-

sitzt nämlich, wie aus den Schilderungen von HUNTER und CARTE und MACALISTER hervorzugehen scheint, im weitaus größten Teile des Verlaufes fast genau dieselbe Anordnung seiner Schleimhautfalten, wie sie durch die Untersuchung der 2 in dieser Arbeit beschriebenen Embryonen von *Balaenoptera physalus* (L.) für diese Art festgestellt wurde. Dort ist ein System von Falten vorherrschend, welche, von der mesenterialen Seite der Innenwand ausgehend, in schräger Richtung unter einem zum Verlaufe des Darmes ziemlich spitzen Winkel pylorialwärts ziehen. Neben diesen finden sich in den weiteren, namentlich aber den oberen Teilen Falten zweiter Ordnung, deren Verlaufsrichtung die der Falten erster Ordnung kreuzt. Sie strahlen alternierend von den gegenüberliegenden Seiten zweier Falten erster Ordnung aus, verbinden diese aber nicht miteinander, sondern verstreichen schon vorher, indem sie gegenseitig in die Lücken der von jenseits ausgehenden Fältchen eingreifen.

Hiermit stimmt die Anordnung bei *Balaenoptera rostrata* mit Ausnahme des letzten Abschnittes des Dünndarmes, in welchem sich nur Querfalten finden, vollkommen überein. Vielleicht muß man auch, indem man CARTE und MACALISTER folgt, darin einen Unterschied gegen *Balaenoptera physalus* feststellen, daß die sekundären Fältchen bei *Balaenoptera rostrata* die Schrägfalten erster Ordnung wirklich verbinden. Indessen ist dieser Schluß nicht notwendig, da HUNTER und STRUTHERS nicht nur nichts derartiges berichten, sondern jener ausdrücklich nur von seitlich von den Falten erster Ordnung abgehenden Querfalten, dieser nur von sekundären, quengerichteten Unebenheiten spricht.

Megaptera boops zeigt ebenfalls in den unteren Abschnitten des Dünndarmes nur Querfalten, wie *Balaenoptera rostrata*. Auch in den oberen Teilen unterscheidet sie sich von dieser, wie von *Balaenoptera physalus* nur dadurch, daß die Schrägfalten erster Ordnung, welche ESCHRICHT hier als „Querfalten“ bezeichnet, welche jedoch „zugleich etwas schräg verlaufen“, wie schon aus dieser Bezeichnung hervorgeht, fast einen rechten Winkel mit der Verlaufsrichtung des Darmes bilden, und daß die Falten zweiter Ordnung bei ihr dazu gelangen, die primären Schrägfalten untereinander zu verbinden. Da nun sämtliche Falten eine bedeutende Höhe haben und mit ihren freien Rändern stark analwärts geneigt sind, so entstehen Höhlungen, welche durch vierseitig begrenzte Oeffnungen zugänglich sind, und deren blindes Ende pylorialwärts gekehrt ist.

Von *Balaenoptera musculus* L. untersuchte TURNER einige Darmteile, welche durchweg nur Querfalten enthielten; da aber jede Angabe darüber fehlt, aus welcher Gegend sie entnommen waren, so kann aus diesem Befunde höchstens auf eine Uebereinstimmung mit dem Bau des unteren Dünndarmteiles von *Balaenoptera rostrata* und *Megaptera* geschlossen werden.

Auch in den Kaliberverhältnissen des Darmes zeigen *Balaenoptera physalus* (L.) und *rostrata* große Aehnlichkeit. Der Dünndarm verengert sich von vorn her allmählich, um vor seiner Einmündung in den Hinterdarm sich wiederum allmählich auszudehnen, wobei er jedoch seinen ursprünglichen Umfang nicht wieder erreicht.

Der Hinterdarm nimmt gewöhnlich vom Coecum aus langsam an Umfang ab.

### III. Vergleichung.

- a) der nicht teutophagen Zahnwale mit den teutophagen;
- b) der Zahnwale mit den Bartenwalen.

a) Vergleichen wir nunmehr den Bau des Darmes der nicht teutophagen mit dem der teutophagen Zahnwale, so sehen wir eine völlige Uebereinstimmung in Bezug auf die Befestigung des Darmrohres durch ein ununterbrochen an der dorsalen Leibeswand verlaufendes Mesenterium (*commune*), sowie in dem, *Platanista* ausgenommen, überall sich zeigenden Fehlen eines Blinddarmes.

Auch plötzliche Kaliberschwankungen zeigen sich nirgends, außer bei der Einmündung des Dünndarmes von *Platanista* in den Dickdarm. Ebenso finden wir bei allen Arten, über die diesbezügliche Angaben existieren, eine allmähliche Verschmälerung des Darmrohres vom Ende der *Ampulla duodenalis* an abwärts, welche bei einzelnen teutophagen, wie nicht teutophagen Arten, und zwar bei *Phocaena communis*, *Lagenorhynchus albirostris*, *Globiocephalus melas* und *Physeter macrocephalus*, in den untersten Teilen des Darmrohres nochmals durch eine Erweiterung abgelöst wurde, bevor sich der Darm schließlich zum After hin verengerte.

Große Mannigfaltigkeit zeigen dagegen die Zahnwale hinsichtlich der Länge ihres Darmrohres, sowie der Gestaltung seiner Schleimhautfläche.

Man wird kaum mit Berechtigung die Regel aufstellen dürfen, daß die teutophagen im allgemeinen einen kürzeren Darm haben.



Hiergegen sprechen nicht nur die zwei exorbitanten Ausnahmen, die ichthyophage *Platanista* mit ihrer kurzen relativen Darmlänge von 4,3 und die teutophage *Pontoporia* mit ihrer ungeheuerlichen Verhältniszahl 32, sondern auch *Monodon* (11,1), sowie *Physeter* ( $16\frac{1}{4}$ ). Bemerkenswert scheint es jedoch, daß sich hinsichtlich der Längenentwicklung die teutophagen Delphininen *Globiocephalus* und *Grampus* eng an *Lagenorhynchus* und *Orca* und damit an die nicht teutophagen Delphininen anschließen und andererseits die Ziphioiden sehr konstante Verhältnisse zeigen.

Was die Schleimhautfalten und ihre Ausbildung betrifft, so ist die Mannigfaltigkeit womöglich noch größer. Hierin zeigen nur *Phocaena* und *Delphinus*, *Globiocephalus* und *Grampus*, schließlich die Ziphioiden jedesmal annähernd gleiche Ausbildungsweise, jede der übrigen Gattungen eigenartige und von der der anderen verschiedene Entwicklung. *Globiocephalus* und *Grampus* schließen sich in der Faltenanordnung, wenigstens in den mittleren Darmteilen, ziemlich eng an *Lagenorhynchus* an, während die Ausbildung im oberen und Endabschnitt ihres Darmes durchaus nicht mit der dieses Wale übereinstimmt.

Im speciellen verweise ich auf die bezüglichen Ausführungen in der vorhergehenden Zusammenfassung.

Während eine direkte Vergleichung und der Versuch, die verschiedene Faltenanordnung der einzelnen Zahnwalgattungen in Beziehung zu einander zu bringen, zur Zeit unmöglich erscheint, tritt andererseits ein Wechselverhältnis zwischen Darmlänge und dem Grade der Komplikation der Faltensysteme zu Tage. Bei der ungeheuren Körpermasse einzelner Walarten ist es notwendig, daß die aufgenommene Nahrung so vollständig, wie irgend möglich, ausgenutzt werde. Hierzu gehört eine möglichst große verdauende und resorbierende Darminnenfläche. Diese kann entweder durch entsprechende Längenentwicklung des Darmrohres, oder durch Faltung seiner Innenfläche geschaffen werden.

In der That zeigt sich nun, bei teutophagen wie nicht teutophagen Gattungen, daß, je komplizierter die Ausbildung der Schleimhautfaltensysteme, je mehr sie geeignet sind, durch ihre Anordnung den Chymus auf seinem Wege durch den Darm festzuhalten, desto geringer seine Länge ist und umgekehrt. Als Beweis hierfür möge unter den nicht teutophagen das Verhältnis von *Platanista* und *Lagenorhynchus* zu *Phocaena* und *Delphinus*, unter den teutophagen Zahnwalen das der Ziphioiden zu *Physeter* dienen.



Die äußerst dicht gedrängte Anordnung und das weite Vorspringen der Falten in das Lumen, wie es sich bei einigen Zahnwalen findet, scheint nun der Thätigkeit des Darmes mehr hinderlich als fördernd zu sein, insofern sie scheinbar nur einen ganz schmalen Weg für den Speisebrei übrig lassen. Indessen muß man in Erwägung ziehen, welcher Art dieser Speisebrei ist.

Wo immer sich Angaben über den Darminhalt der Wale finden, wird er als eine schleimige Flüssigkeit bezeichnet, eine Beschaffenheit, welche er offenbar der gründlichen Einwirkung des zusammengesetzten Cetaceenmagens verdankt. Nur VROLIK führt an, daß er im Darme des Hyperoodon Ueberreste von Cephalopodenschulpen gefunden habe.

Die schleimig-flüssige Beschaffenheit aber befähigt den Speisebrei, in die feinsten Zwischenräume zwischen den Schleimhautfalten, in die vertieften Alveolen der Mucosa der oberen Darmteile von Lagenorhynchus, wie von Hyperoodon einzudringen, von wo er später durch die Peristaltik des Darmes wieder entfernt wird.

b) Ein Vergleich des Darmkanales der Zahn- und Bartenwale zeigt, wie der so vieler anderer Organsysteme, eine weitgehende Divergenz.

Finden wir bei den Zahnwalen keine Scheidung in Dünn- und Dickdarm und, mit Ausnahme von Platanista, auch den stetigen Mangel eines Blinddarmes, so ist bei den Bartenwalen beides stets vorhanden.

Bei den ersteren finden wir stets ein Mesenterium commune ohne jede Spur einer Sonderung oder Umgreifung einzelner Mesenterialstrecken durch Darmteile, bei den Mysticeten eine stetige Umgreifung der Radix mesenterii durch die Flexura duodenojejunalis und den Colonbogen.

Gliederung, wie Befestigung und Verlagerung des Darmes zeigen sich also durchaus verschieden für beide Gruppen.

So weitgehend auch diese Divergenz erscheint, so giebt es doch ein gemeinsames Merkmal in den Darmverhältnissen beider Ordnungen. Dieses besteht in dem Vorhandensein von Schleimhautfaltensystemen.

Es ist wohl das Nächstliegende, anzunehmen, daß diese Faltensysteme sich deshalb bei beiden Ordnungen ausbildeten, weil der Darminhalt bei beiden Gruppen — bei den Bartenwalen schon durch die Beschaffenheit der planktonischen Nahrung selbst, bei

den Zahnwalen infolge der intensiven Einwirkung des komplizierten Magensystems — schleimig-breiiger Natur ist.

Nun hatten wir gesehen, daß die Zahnwale im allgemeinen einen längeren Darm, die Bartenwale einen kürzeren besitzen. Bei den Zahnwalen mit langem Darne fanden wir einfachere Schleimhautfalten als bei denen mit kurzem Darne und den Bartenwalen.

Es ergibt sich daraus, daß Länge des Darmes und geringere oder höhere Ausbildung des Systems der Schleimhautfalten in innigster Beziehung stehen.

\* Ein langer Darm hat einfachere Schleimhautfalten, ein kurzer Darm kompliziertere.

#### IV. Der Darm der temporären Wassersäugetiere.

Es fragt sich nun, ob und welche Veränderungen der Darm temporärer Wassersäugetiere erlitten hat.

Die Untersuchung mehrerer Seehunde und einer Fischotter ergab nun zusammen mit einer Vergleichung ihres Darmkanales mit dem nahe verwandter oder in der Ausbildung des Tractus intestinalis nahestehender terrestrischer Säugetiere folgendes:

I. *Phoca vitulina* zeigte eine Sonderung in Dünn- und Dickdarm und an deren Vereinigungsstelle ein mit seinem blinden Ende proximalwärts gekehrtes Coecum. Die Befestigung dieses Darmtractus erfolgte durch ein Mesenterium commune, dessen die Dünndarmschlingen tragender Teil quer von rechts und proximal nach distalwärts und links verlief. Eine Umgreifung der Wurzel des Dünndarmgekröses fand nicht statt. Der Dickdarm stieg, schwach gebogen, auf der linken Seite herab. Der Blinddarm war von ansehnlicher Länge; er betrug bei 2 Exemplaren von 83 bzw. 101 cm Länge 4 cm. Das Verhältnis der Körperlänge zur Darmlänge betrug im ersten Falle 1 : 12,48, im zweiten 1 : 14,92 <sup>1)</sup>. Der Hinterdarm maß im ersten Falle etwas über die Hälfte, im zweiten über  $\frac{3}{5}$  der Körperlänge. Die Darmschleimhaut war faltenlos. Der Mitteldarm verschmälerte sich allmählich vom Duodenum aus bis zu seiner Einmündung in den Hinterdarm. Dieser war nicht unbedeutend breiter als der erstere.

---

1) Bei einer von WEBER untersuchten *Otaria Gillespii* stellte sich dieses Verhältnis sogar wie 1 : 17,2.

Dieselbe Gliederung, Verlagerung, Befestigungsweise und Faltenlosigkeit der Schleimhaut zeigt *Viverra genetta*; *Viverra civetta* unterscheidet sich nur durch die Verlagerung des Hinterdarmes nach der rechten Seite. Indessen zeigten beide einen viel kürzeren Darmkanal, nämlich ein Verhältnis zur Körperlänge von 4,346 : 1 (*Viverra civetta*) bzw. 4,8 : 1 (*Viverra genetta*).

II. Der Darm der Fischotter war nicht in Dünn- und Dickdarm gegliedert und auch nicht durch den Besitz eines Coecums ausgezeichnet.

Gleichwohl findet eine Ueberkreuzung einer dadurch von dem Mesorectum gesonderten *Radix mesenterii* durch 2 der *Flexura duodeno-jejunalis* und dem Colonbogen entsprechende Darmbögen statt. Die Schleimhautfläche ist faltenlos.

In allen diesen Eigentümlichkeiten stimmt *Lutra* mit den übrigen Musteliden überein.

Das Verhältnis ihrer Darmlänge zur Körperlänge betrug 4,82 : 1, bei einem *Ictonyx capensis* dasselbe 2,5135 : 1.

Auch in G. CUVIER's Tabelle der Darmlängen steht die Fischotter mit dem Verhältnis 5,8 : 1 allen übrigen Musteliden weit voran; zunächst folgt ihr der *Iltis* mit 5,6 : 1 und erst in weitem Abstände der Baummarder mit 4,3 : 1, während die übrigen noch geringere Länge des Darmkanales zeigen.

Wir sehen also, daß der Darm der temporären Wassersäugetiere sich von dem ihrer terrestrischen Verwandten oder derjenigen terrestrischen Säugetiere, welche die gleiche Gliederung, Verlagerung und Befestigung ihres Darmkanales besitzen, durch seine bedeutendere Länge unterscheidet.

Diese Veränderung scheint um so größer zu werden, je vollkommener die Anpassung an das dauernde Leben im Wasser wird. Wenigstens spricht hierfür die Vergleichung der Länge des Fischotterdarmes mit dem der Pinnipedier.

Für diesen Unterschied und die Art der fortschreitenden Veränderung überhaupt läßt sich eine recht befriedigende Erklärung in dem Umstande finden, daß diese Tiere Fischfresser sind, welche ihre Beute ganz oder unvollkommen zerbissen herunterzuschlingen müssen. Da sie überdies einen einfachen Magen besitzen, so muß ihr Darm desto intensiver arbeiten. Als Folge hiervon kann man sich die Verlängerung ihres Darmkanales erklären.



## V. Betrachtung des Darmbaues der terrestrischen Säugetiere.

Die Einzelergebnisse der Untersuchungen an terrestrischen Säugetieren hier wiederzugeben, erscheint nicht notwendig, da sie nicht in den Rahmen dieser Arbeit gehören und auch zum größten Teil eine unnütze Wiederholung von bereits Bekanntem darstellen würden. Daher erscheint es angebracht, zusammenfassend über sie zu berichten.

Die von mir untersuchten Tiere gehören mit wenigen Ausnahmen den Ordnungen der Carnivoren, Perissodactylen, Artiodactylen, Nager und Primaten an.

Zunächst muß vorausgeschickt werden, daß die Untersuchung im allgemeinen die bekannte Gesetzmäßigkeit bestätigte, daß der Darm der Fleischfresser kürzer und einfacher gebaut ist als der der Pflanzenfresser.

Im einzelnen zeigte sich der Darm in den großen Zügen seiner Verlagerung, Befestigung, sowie dem Fehlen oder Vorhandensein eines Coecums durch Ordnungs-, mehr noch durch Familiencharaktere bestimmt. — Die Befestigung fand in allen Fällen, mit Ausnahme der Viverrinen und Feliden, ferner von Erinaceus und Dasypus, welche ein ununterbrochenes Mesenterium besaßen, unter Umgreifung eines Gekrösabschnittes durch Flexura duodeno-jejunalis und Colonbogen statt.

Dieser Mesenterialteil trägt überall, mit Ausnahme der Musteliden und Ursinen, welche keine Sonderung in Mittel- und Hinterdarm zeigen, die Mitteldarmschlingen. Bei diesen Gruppen treffen daher die obigen Bezeichnungen der beiden Darmbögen nicht zu, die Befestigungsart ist indessen genau die gleiche. Die Mesenterialverhältnisse der meisten Säugetiergruppen sind von KLAATSCH (40) eingehend behandelt. Für unsere Betrachtung dürfte das Gesagte genügen.

Ein Blinddarm fehlt nur den Musteliden, Ursinen, Erinaceus und Dasypus.

Ebenso ist bei denjenigen Gruppen, welche durch einen langen Hinterdarm ausgezeichnet sind, die Verlagerung desselben je nach der Zugehörigkeit zu einer bestimmten Ordnung oder Familie eine ganz bestimmte. Bezüglich der bei den Nagern herrschenden Verhältnisse verweise ich auf TULLBERG (45), wo die Gestaltung des Darmes sehr eingehend behandelt ist. Im übrigen kann ich mich begnügen, auf die aus dem Anfangsteile des Colon ascendens



bei Perissodactylen und Artiodactylen hervorgehenden Darmgebilde, die Doppelschlinge des Colons bei den Equiden, das flache Colonlabyrinth der selenodonten und die schneckenförmige, entsprechende Bildung der bunodonten Artiodactylen hinzuweisen.

Gegenüber den eben besprochenen Eigentümlichkeiten des Darmbaues sind die Längenverhältnisse des Darmes innerhalb der gleichen Familie äußerst wechselnde, ja sogar individuellen Schwankungen unter den Vertretern derselben Art unterworfen.

Immerhin kann man bei den terrestrischen Säugetieren die Regel stets bestätigt finden, daß mit kurzem Hinterdarme kurzer Mitteldarm, mit langem Hinterdarme ein mehr oder weniger verlängerter Mitteldarm stets gleichzeitig angetroffen wird. Die Därme ohne Sonderung von Mittel- und Hinterdarm werden bei terrestrischen Tieren stets kurz gefunden. Es ist nun weiterhin bemerkenswert, daß bei den Gruppen mit langem Hinterdarme die Art der Verlagerung dieses mit der Länge des Mitteldarmes in Wechselbeziehung steht, und zwar in der Art, daß, je leichter die Mitteldarmschlingen dem Hinterdarme innerhalb der Bauchhöhle ausweichen können, desto kürzer ihre Gesamtlängenentwicklung ist. So finden wir bei den Primaten, wo das Colon als hufeisenförmige Spange das Jejunum-ileum umgreift, eine relativ mäßige Länge des Mitteldarmes; bedeutender schon bei den Equiden mit ihrer einen großen Teil der Bauchhöhle erfüllenden Doppelschlinge des Colon ascendens.

Noch mehr werden die Mitteldarmschlingen in ihrer Beweglichkeit durch die voluminöse Colonschnecke der Suiden eingeschränkt, welche sie von der linken Seite der Bauchhöhle fast vollkommen verdrängt, und in noch höherem Grade durch das flache Colonlabyrinth der selenodonten Artiodactylen, das sich fest an das Centrum der die Dünndarmschlingen tragenden Mesenterialscheibe anlegt. Dem entsprechen vollkommen die zunehmenden Verhältniszahlen der Länge ihres Mitteldarmes.

Durch Untersuchung junger Embryonen von Rindern und Schweinen ergab sich mir, daß die innerhalb der Familie konstante Art der Verlagerung des Hinterdarmes schon auf Stadien durchgeführt ist, auf welchen noch eine recht geringe relative Darmlänge gefunden wird. — Daraus geht hervor, daß bei der Wechselbeziehung zwischen Länge und Verlagerung des Hinterdarmes einerseits und der Längenentwicklung des Mitteldarmes andererseits die Verhältnisse des Hinterdarmes für diejenigen des Mitteldarmes in hohem Grade maßgebend sind.

Wie aber kann man sich die Art dieses Einflusses vorstellen? Vielleicht am treffendsten durch folgende Ueberlegung:

Soll in einem Behältnisse von gegebenen Dimensionen eine Anzahl von Gegenständen untergebracht werden, deren Gesamtvolumen genau dem Rauminhalte des Behältnisses entspricht, so wird dies, wenn alle zu verpackenden Gegenstände starre Körper sind, nur dann möglich sein, wenn zufällig die Gestalt derselben eine derartige Nebeneinanderlagerung gestattet, daß ihre Gesamtform der Gestalt des Hohlraumes des Behälters kongruent wird. Auf mannigfache Art dagegen wird sich die Aufgabe lösen lassen, wenn ein hinreichender Teil der zu verpackenden Gegenstände lose und schmiegsam ist, so daß man mit ihnen die zwischen den starren Gegenständen entstehenden Zwischenräume ausfüllen kann.

Ganz analog verhält es sich mit der Unterbringung des Darmes in der Bauchhöhle, nur daß es sich hier mehr um eine bequeme Verlagerung als um ein völliges Erfüllen dieser durch jenen handelt.

Die Ausmessungen der Bauchhöhle sind also ebenfalls ein bestimmender Faktor für die Längenentwicklung des Darmes.

Die Bauchhöhlendimensionen sind hauptsächlich bestimmt durch:

1) die Zahl und Länge der distal vom Hiatus aorticus diaphragmatis gelegenen, frei entwickelten Rumpfwirbel;

2) die Länge des Os sacrum, welche durch die Zahl der Wirbel, die es zusammensetzen, sowie den geringeren oder stärkeren Grad ihrer Verwachsung bedingt wird;

3) die Stellung des Zwerchfelles;

4) die Form des Beckens.

Eine Veränderung auch nur eines dieser Faktoren während der phylogenetischen Entwicklung einer Tiergruppe wird also in der Längenentwicklung des Darmes entsprechende Veränderungen nach sich ziehen müssen.

Wenden wir nun die bei der Betrachtung der terrestrischen Säugetiere gewonnene Erkenntnis auf die Wassersäuger an.

Zunächst können wir mit Bestimmtheit sagen, daß mit der Anpassung an das Wasserleben wie die ganze Körperform, so auch die Ausmessungen der Bauchhöhle und damit die Längenentwicklung des Darmes durchgreifende Veränderungen durchgemacht haben müssen.

Der Körper nimmt mehr und mehr eine nach hinten spindelförmig verjüngte Gestalt an. So entsteht bei den Pinnipediern eine Verengung des Beckens gegenüber den terrestrischen Carnivoren und eine Verringerung des arithmetischen Mittels der dorso-ventralen Durchmesser der Bauchhöhle, wodurch eine bedeutende Verminderung ihres Rauminhaltes zustande kommt. Dem widerspricht scheinbar die bedeutende Längenentwicklung ihres Darmes; aber nur scheinbar, denn der Darm der Pinnipedier ist in hervorragendem Maße dünnwandig und schmiegsam und vermag sich dem gegebenen Raume daher besser einzufügen als ein rigiderer und kürzerer Darm, wie ihn die landlebenden Raubtiere besitzen. Deshalb also kann trotz der Verkleinerung der Bauchhöhle der Pinnipedierdarm die ansehnliche Länge erreichen, die er hat.

Die Wale, die ebenfalls von landlebenden, vierfüßigen Säugern abstammen, werden wohl während ihrer phylogenetischen Entwicklung ein ähnliches Stadium mit gleicher Verminderung des Bauchhöhlenraumes durchgemacht haben. Im weiteren Verlaufe aber trat wiederum eine Vergrößerung desselben, durch zwei Veränderungen bedingt, ein.

Durch den Verlust ihrer Hinterextremitäten und das Rudimentärwerden des Beckengürtels wurden die zuvor zum Kreuzbein verwachsenen Wirbel frei und konnten sich daher zur vollständigen Länge der übrigen Lendenwirbel entwickeln. Daraus folgt eine bedeutende Längenzunahme der dorsalen Bauchhöhlenbegrenzung.

Ferner schreitet eine schon bei den Pinnipediern zu beachtende Verkürzung der ventralen Brustwand gegenüber der dorsalen weiter fort. Dadurch erhält das Zwerchfell eine schräge Stellung von seiner dorsalen Anheftungsstelle nach ventral- und kopfwärts, indem bei den Walen die Zahl der echten Rippen, sowie die Länge des Brustbeines sich verringert.

Hieraus ergibt sich eine Vergrößerung der Längenausdehnung der Bauchhöhle in ihrem ventralen Teile, welche die durch die Verringerung des transversalen Durchmessers entstandene Verkleinerung mehr oder minder aufzuheben vermag.

Wir haben gesehen, daß der Darm der Wale in seiner Ausbildung durch mannigfache Faktoren beeinflusst wird, deren Zusammenhang zu entwirren wir zur Zeit nicht imstande sind.

Immerhin bleibt als greifbares Resultat bestehen, daß Zahn- und Bartenwale in konvergenter Entwicklung die Schleimhaut-

faltensysteme erworben haben, ebenso daß die größere Längsentwicklung des Darmes einiger Zahnwale als Ersatz für die geringere Komplikation ihrer Schleimhautfaltensysteme betrachtet werden kann.

Außerdem zeigen die mehrfachen weitgreifenden Divergenzen in der Ausbildung des Darmes beider Ordnungen von neuem die Auffassung bestätigt, daß zwischen ihnen keine direkten genetischen Beziehungen bestehen.

•

---



### Litteraturverzeichnis.

- 1) HUNTER, JOHN, Observations on the structure and Oeconomy of Whales. Philosophical Transactions, Vol. LXXVII, London 1787.
- 2) LACÉPÈDE, Histoire naturelle des Cétacés, Paris 1804.
- 3) CUVIER, G., Vorlesungen über vergleichende Anatomie, Bd. III. Uebersetzt von MECKEL, Leipzig 1810.
- 4) BARCLAY, Ueber den Bau der Beluga (*Delphinus albicans* L., *Delphinapterus beluga* LACÉPÈDE). MECKEL's Deutsches Archiv für Physiologie, Bd. IV, 1818.
- 5) CAMPER, PIERRE, Observations anatomiques sur la structure intérieure et le squelette de plusieurs espèces de Cétacés. Publiées par son fils ADRIEN-GILLES CAMPER, Paris 1820.
- 6) LESSON, Complètement des œuvres de BUFFON, T. I, Cétacés, Paris 1828.
- 7) MECKEL, J. F., System der vergleichenden Anatomie, Bd. IV, Halle 1829.
- 8) MAYER, Beiträge zur Anatomie des Delphins. Zeitschr. f. Physiologie, herausg. von TIEDEMANN und TREVIRANUS, Bd. V, Heidelberg und Leipzig 1835.
- 9) CUVIER, F., Histoire naturelle des Cétacés, Paris 1836.
- 10) RAPP, WILHELM, Die Cetaceen, zoologisch-anatomisch dargestellt, Stuttgart u. Tübingen 1837.
- 11) VROLIK, Ontleedkundige aanmerkingen over den nordschen Vinvisch (*Balaenoptera rostrata*). Tijdschrift voor Natuurlijke Geschiedenis en Physiologie, 4. Teil, Leiden 1837/38.
- 12) EUDES-DESLONGCHAMPS, Remarques zoologiques et anatomiques sur l'Hyperoodon. Mém. Soc. Linn. de Normandie, Vol. VII, 1842.
- 13) JACKSON, J. B. S., Dissection of a *Spermaceti* Whale and three other Cetaceans. Boston Journ. Nat. Hist., Vol. V, No. 2, Boston 1845.
- 14) VROLIK, Natuur- en Ontleedkundige Beschouwing van den Hyperoodon. Natuurkundige Verhandelingen van de Hollandsche Maatschappij der Wetenschappen te Haarlem, 1848.
- 15) ESCHRICHT, DANIEL FRIEDRICH, Zoologisch-anatomisch-physiologische Untersuchungen über die nordischen Wallthiere, Leipzig 1849.

- 16) VAN BENEDEN, P. J., Recherches sur la faune littorale de Belgique, Cétacés, 1860.
- 17) WYMAN, Description of a „White Fish“, or „White Whale“ (*Beluga leucas* LESSON). Boston Journ. Nat. Hist., Vol. VII, No. 4, Boston 1863.
- 18) MURIE, On the anatomy of a Fin-Whale (*Physalus antiquorum* GRAY). Proc. Zool. Soc. London, 1865.
- 19) FISCHER, M. P., Note sur un Cétacé (*Grampus griseus*) échoué sur les côtes de France. Annales des Sciences naturelles, (5) T. VIII, 1867.
- 20) TURNER, A Contribution to the anatomy of the Pilot Whale (*Globicephalus Svinewal* LACÉPÈDE). Journ. of Anat. and Physiol., Vol. II, 1868.
- 21) CARTE and MACALISTER, On the anatomy of the Balaenoptera rostrata. Philosophical Transactions, Vol. CLVIII, 1868.
- 22) FLOWER, WILLIAM HENRY, Description of the skeleton of *Inia geoffrensis* and of the skull of *Pontoporia Blainvillii*, with Remarks on the systematic position of these animals in the order Cetacea. Transact. Zool. Soc., Vol. VI, P. III, London 1869.
- 23) TURNER, O. W., Account of the great finnerwhale stranded by Longniddry. Transact. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XXVI, 1870.
- 24) PERRIN, Notes on the anatomy of Balaenoptera rostrata. Proc. Zool. Soc. London, 1870.
- 25) MURIE, On Risso's Grampus, *G. rissoanus*. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. V, 1871.
- 26) FLOWER, Lectures on the comparative anatomy of the organs of digestion of the Mammalia. The Medical Times and Gazette, 1872, I u. II.
- 27) MURIE, J., On the organization of the Caaing Whale (*Globicephalus melas*), London 1873.
- 28) ANDERSON, J., Anatomical and zoological researches, compris. an account of the zoological results of the two expeditions to Western Yunnan in 1868 and 1875; and a monograph of the two Cetacean genera *Platanista* and *Orcella*, London 1878.
- 29) WATSON and YOUNG, The anatomy of the Northern Beluga (*B. catodon* GRAY, *Delphinapterus leucas* PALL.) compared with that of other Whales. Transact. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XXIX, 1879.
- 30) FLOWER, W. H., Abstract of Lectures on the anatomy, physiology and zoology of the Cetacea. The British Medical Journal, 1881, I, II.
- 31) CLELAND, JOHN, Notes on the viscera of Porpoise (*Phocaena communis*) and white-beaked Dolphin (*Delphinus albirostris*). Journ. of Anat. and Physiol., Vol. XVIII, London 1884.
- 32) TURNER, W., The anatomy of a second specimen of SOWERBY's Whale (*Mesoplodon bidens*) from Shetland. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. XX, 1885.

- 33) WEBER, MAX, Studien über Säugetiere. II. Beiträge zur Anatomie und Phylogenie der Cetaceen. Jena, Gustav Fischer, 1886.
  - 34) — Ueber *Lagenorhynchus albirostris* GRAY. Tijdschr. Nederl. Dierkundige Vereeniging, (2) Deel 1, Leiden 1887.
  - 35) BOUVIER, E. L., Les Cétacés souffleurs. Thèse d'Aggrégation de Pharmacie, Lille 1889.
  - 36) SCOTT and PARKER, On a specimen of *Ziphius* recently obtained near Dunedin. Transact. Zool. Soc. London, Vol. XII, 1890.
  - 37) TURNER, W., Notes on some of the viscera of *Risso's* Dolphin (*Grampus griseus*). Journ. of Anat. and Physiol., Vol. XXVI, London 1891.
  - 38) BOUVIER, E. L., Observations anatomiques sur l'*Hyperoodon rostratus* LILLJEBORG. Ann. des Sciences naturelles, (7) T. XIII, 1892.
  - 39) TURNER, W., The lesser Rorqual (*Balaenoptera rostrata*) in the Scottish seas, with observations on its anatomy. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XIX, 1892.
  - 40) KLAATSCH, H., Zur Morphologie der Mesenterialbildungen am Darmkanal der Wirbeltiere. I. Amphibien und Reptilien. II. Säugetiere. Morphol. Jahrb., Bd. XVIII, 1892.
  - 41) KÜKENTHAL, W., Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. Denkschriften der Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena, Bd. III, Jena 1893.
  - 42) STRUTHERS, JOHN, On the external characters and some parts of the anatomy of a Beluga (*Delphinapterus leucas*). Journ. of Anat. and Physiol., Vol. XXX, Edinburgh 1895.
  - 43) OPPEL, ALBERT, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie. Bd. II. Schlund und Darm. Jena, Gustav Fischer, 1897.
  - 44) JUNGKLAUS, FRIEDRICH, Der Magen der Cetaceen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft, Bd. XXXII, 1898.
  - 45) TYCHO TULLBERG, Ueber das System der Nagetiere. Eine phylogenetische Studie. Upsala 1899.
  - 46) KÜKENTHAL, W., Die Wale der Arktis. In: Fauna arctica, Bd. I, Lieferung 2, Jena 1900.
-

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XVI und XVII.

Fig. 1. Situs der Baueingeweide einer 126 cm langen ♀ Phocaena. *l. L.* linker Leberlappen; *lig. susp. hep.* Ligamentum suspensorium hepatis; *St.* Magen; *C. U.* Cornua uteri; *Ut* Uterus; *Lig. l.* Ligamentum latum uteri. ( $\frac{1}{4}$  nat. Gr.)

Fig. 2, 3, 4. Stücke der Darmschleimhaut dieser Phocaena von 32 cm hinter dem Pylorus (Fig. 2), 1117 cm hinter dem Pylorus (Fig. 3) und 14 cm vor dem Anus (Fig. 4). (Nat. Gr.)

Fig. 5 und 6. Stücke vom Anfang (Fig. 5) und Ende (Fig. 6) der Innenwand eines Darmes von Phocaena (Embryo 50 cm). (2 : 1.)

Fig. 7. Situs der Baueingeweide eines 22,9 cm langen ♂ Embryos von Delphinapterus leucas. Die Leber ist entfernt. *St.* Magen; *R. d.* rechte Niere; *I. R.* Intestinum rectum. (Nat. Gr.)

Fig. 8 und 9. Stücke der Darmschleimhaut eines 55 cm langen Embryos von Hyperoodon rostratus. Der Darm ist an der Seite der Anheftung des Mesenteriums eröffnet. (3 : 1.)

Fig. 10. Situs der Baueingeweide eines 81,6 cm langen ♂ Embryos von Balaenoptera physalus (L.). *r. L.* rechter Leberlappen; *R. s.* linke Niere; *Coec.* Blinddarm; *C. a.* Colon ascendens; *I. R.* Rectum. ( $\frac{2}{5}$  nat. Gr.)

Fig. 11. Situs der Baueingeweide eines 122 cm langen ♀ Embryos von Balaenoptera physalus (L.). Die Leber ist entfernt. *St.* Magen; *R. s.* linke Niere; *Ov.* Ovarium; *C. U.* Cornu uteri; *Lig. l.* Ligamentum latum uteri; *I.* Ende des Mitteldarmes; *Coec.* Blinddarm; *C. a.* Colon ascendens; *I. R.* Rectum. ( $\frac{1}{4}$  nat. Gr.)

Fig. 12. Situs der Baueingeweide eines 81,6 cm langen ♂ Embryos von Balaenoptera physalus (L.) von der rechten Seite. Die Leber ist entfernt. *Amp. duod.* Ampulla duodenalis; *D.* Duodenum; *C. a.* Colon ascendens; *Coec.* Blinddarm; *I.* Endstück des Mitteldarmes; *R. d.* rechte, *R. s.* linke Niere. ( $\frac{1}{4}$  nat. Gr.)

Fig. 13, 14, 15. Stücke der Darmschleimhaut des 122 cm langen ♀ Embryos von Balaenoptera physalus (L.) vom Anfang (Fig. 13), aus der Mitte (Fig. 14) und vom Ende (Fig. 15) des Mitteldarmes. (2 : 1.)

Fig. 16. Stück von der Innenfläche des Colon descendens eines 104 cm langen Embryos von Balaenoptera physalus (L.). (1 : 1.)



**Jahresbericht**  
der  
**Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft**  
zu Jena

für das Jahr 1900 erstattet von

**Johannes Walther,**  
d. Z. II. Vorsitzenden.

---

**I. Sitzungen.**

Im Laufe des Jahres fanden 15 Gesamtsitzungen und 7 Sitzungen der Gesellschaft für Heilkunde statt, in denen 21 bezw. 20 Vorträge und Demonstrationen gehalten wurden.

A. Gesamtsitzungen.

1. Sitzung am 19. Januar.

Herr VERWORN: Ueber die physiologische Wirkung des Strychnins.

2. Sitzung am 2. Februar.

Herr HAECKEL: Ueber die Stammesgeschichte der Cephalopoden.

3. Sitzung am 16. Februar.

Herr AUERBACH: Ueber Energie und Entropie.

4. Sitzung am 2. März.

Herr AMBRONN: Demonstration einiger alter Mikroskope.

„ VERWORN: Ueber Rindenreizung beim Frosche.

5. Sitzung am 4. Mai.

Herr WALTHER: Ueber die Sinterterrassen des Fürstenbrunnenthales.

6. Sitzung am 18. Mai.

Herr ZIEGLER: Zur Embryologie der Fische.

## 7. Sitzung am 1. Juni.

- Herr GUMPRECHT: 1) Einige Reaktionen der Spinalflüssigkeit.  
 2) Versuche über die Einwirkung des Jods auf die Cirkulation.  
 3) Demonstration der gerichtlich-medizinischen Sammlung.

## 8. Sitzung am 15. Juni.

- Herr ZIEHEN: Ueber die phylogenetische Entwicklung der Pyramidenbahn und die bewußten Bewegungen bei den höheren Wirbeltieren.

## 9. Sitzung am 29. Juni.

- Herr ZIEGLER: Ueber die Bezeichnung der Fische.  
 „ WINKELMANN: Ueber die Verwendung des remanenten Magnetismus (Telephonograph).

## 10. Sitzung am 13. Juli.

- Herr VON BARDELEBEN: Ueber die Neuronentheorie mit Demonstration APÁTHY'scher Präparate.

## 11. Sitzung am 27. Juli.

- Herr BINSWANGER: Ueber Veränderungen der Großhirnrinde bei funktionellen Geisteskrankheiten.  
 „ VERWORN: Ueber Ermüdungserscheinungen des Rückenmarkes.

## 12. Sitzung am 2. November.

- Herr KNOPF: Ueber die geographische Lage von Jena.  
 „ WALTHER: Ueber Spuren der Eiszeit im Saalthal.

## 13. Sitzung am 16. November.

- Herr L. SCHULTZE: Ueber die Herzthätigkeit bei den Tunicaten.

## 14. Sitzung am 30. November.

- Herr BIEDERMANN: Ueber die Abscheidung des kohlensauren Kalkes durch Mollusken. I.

## 15. Sitzung am 14. Dezember.

- Herr BIEDERMANN: Ueber die Abscheidung des kohlensauren Kalkes durch Mollusken. II.

B. Sitzungen der Sektion für Heilkunde  
 (Bericht erstattet von Herrn Privatdozent Dr. E. HERTEL).

## 1. Sitzung am 11. Januar.

- Herr WAGENMANN: Vorstellung eines Falles von pulsierendem Exophthalmus.  
 „ GROBER: Quantitative Zuckerbestimmung nach einer neuen Methode.  
 „ DÖTSCH: Xerose der Bindehaut.

## 2. Sitzung am 26. Januar.

Herr STINTZING: HUNTINGTON'sche Chorea.

„ BRODMANN: Neuritis ascendens traumatica nicht-infektiöser Natur.

## 3. Sitzung am 9. Februar.

Herr LANGEMAK: Doppelte linksseitige Niere.

„ GROHÉ: Ueber doppelte untere Darmanlage.

„ DANSAUER: KORASOFF'sche Verwirrtheit.

## 4. Sitzung am 22. Februar.

Herr KRAUSE: Ueber postsyphilitische Demenz.

„ HILLMANN: Ueber Fremdkörpercystitis.

## 5. Sitzung am 10. Mai.

Herr STINTZING: Ueber BASEDOW'sche Erkrankung mit Tachykardie.

„ GROBER: Ueber die Infektionswege der Pleura.

„ KÖHLER: Zur Agglutinationsfrage.

## 6. Sitzung am 5. Juli.

Herr BINSWANGER: Vorstellung eines Falles von Schädelmißbildung durch Geburtstrauma.

„ KRAUSE: Atypische FRIEDREICH'sche Ataxie.

„ MATTHES: Demonstration eines Falles von ADDISON'scher Krankheit und eines Falles von Lichen ruber planus.

## 7. Sitzung am 22. November.

Herr WAGENMANN: Drei Fälle von doppelter Perforation des Bulbus durch Eisensplitter.

„ KUNTZE: Ueber Plattenepithel-Carcinom des Uterus.

„ GROHÉ: Darstellung von Knochenhöhlen.

„ STINTZING: Demonstration eines Falles von multiplem Myelom.

## II. Bibliothekarischer Bericht,

erstattet von dem Bibliothekar der Gesellschaft, K. K. MÜLLER.

Zu den Gesellschaften, Redaktionen u. s. w., mit denen die Gesellschaft im Jahre 1899 Tauschverkehr unterhielt, kamen im Jahre 1900 keine neuen hinzu.

In einem Falle schweben noch die Verhandlungen über Tausch. Der Tauschverkehr umfaßt also gegenwärtig 96 Gesellschaften und Redaktionen.

Außerdem ging eine Anzahl von periodischen Veröffentlichungen und einzelnen Schriften teils als Geschenk, teils mit der Bitte um Tausch ein, ohne daß auf letztere eingegangen werden konnte.

Die Gesellschaft spricht für alle Schenkungen ihren Dank aus. Die Eingänge wurden, den Satzungen entsprechend, der Universitätsbibliothek überwiesen.

Es stellte sich demnach im Jahre 1900 die Liste der Gesellschaften und Redaktionen, deren Veröffentlichungen die Medizinisch-naturwissenschaftliche Gesellschaft teils im Tauschverkehr, teils als Geschenk erhielt, folgendermaßen:

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
Deutsches Reich.		
1) Berlin	Deutsche Chemische Gesellschaft	Centralblatt.
2) „	Gesellschaft naturforsch. Freunde	Sitzungsberichte.
3) Bonn	Naturhistor. Verein d. Rheinlande	Verhandlungen.
4) „	Niederrhein. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde	Sitzungsberichte.
5) Breslau	Schlesische Gesellschaft f. vater- ländische Kultur	Jahresberichte.
6) Chemnitz	Naturwiss. Gesellschaft	Bericht.
7) Danzig	Naturforschende Gesellschaft	Schriften.
8) Elberfeld	Naturwissenschaftlicher Verein	Jahresberichte.
9) Frankfurt a. M.	Senkenberg. naturf. Gesellsch.	Abhandlungen.
10) „	„ „ „	Berichte.
11) Freiburg i. B.	Naturforschende Gesellschaft	Berichte.
12) Gießen	Zoologische Jahrbücher, Abt. für Systematik etc.	
13) „	„ „ „ Abt. für Ontogenie etc.	
14) Halle	Kaiserl. Leopold.-Carol. Akademie der Naturforscher	Verhandlungen.
15) „	„ „	Katalog der Bi- bliothek.
16) „	Naturforschende Gesellschaft	Abhandlungen.
17) „	Thüringisch-Sächsischer Natur- wissenschaftlicher Verein	Zeitschrift.
18) „	„ „	Bericht.
19) Hamburg	Naturwissenschaftlicher Verein	Abhandlungen.
20) „	„ „	Verhandlungen.
21) Heidelberg	„ Morphologisches Jahrbuch.	
22) { Helgoland	Biologische Anstalt	} Veröffentlichun- gen.
23) { Kiel	Wiss. Kommission z. Untersuch. d. deutschen Meere	
24) Kassel	Botanisches Centralblatt.	
25) Königsberg i. P.	Physikal.-ökonomische Gesellsch.	Schriften.
26) Magdeburg	Naturwissenschaftlicher Verein	Jahresberichte u. Abhandlungen.
27) München	K. B. Akademie d. Wissensch., Math.-physik. Klasse	Abhandlungen.
28) „	„ „	Sitzungsberichte.
29) „	„ „	Festreden.
30) „	Ornithologischer Verein	Jahresbericht.
31) Würzburg	Physikalisch-mediz. Gesellschaft	Sitzungsberichte.
32) „	„ „	Verhandlungen.



Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
Oesterreich-Ungarn.		
33) Graz	Naturw. Verein f. Steiermark	Mittheilungen.
34) Krakau	Akademie der Wissenschaften	Anzeiger.
35) Prag	K. Böhmisches Gesellschaft der Wissenschaften	Sitzungsberichte. Jahresberichte.
36) "	" "	Bullettino.
37) Triest	Società Adriatica di Scienze Natur.	
38) Wien	Kais. Akad. der Wissenschaften, Math.-naturw. Klasse	Denkschriften.
39) "	" "	Sitzungsberichte.
40) "	" "	Anzeiger.
41) "	K. K. Geologische Reichsanstalt	Jahrbuch.
42) "	" "	Verhandlungen.
43) "	" "	Abhandlungen.
44) "	K. K. Zoolog.-botan. Gesellsch.	Verhandlungen.
Schweiz.		
45) Bern	Schweizer. Naturf. Gesellsch.	Denkschriften.
46) "	" " "	Verhandlungen.
47) "	" " "	Compte Rendu.
48) Genf	Institut National Genevois	Bulletin.
49) "	" " "	Mémoires.
50) "	Société de Physique et d'Histoire naturelle	Mémoires.
Italien.		
51) Bologna	Accademia delle Scienze dell' Istituto di Bologna	Memorie.
52) "	" "	Rendiconti.
53) Florenz	Società Botanica Italiana	Nuovo Giornale.
54) "	" " "	Bullettino.
55) Mailand	Società Italiana di Scienze Naturali	Atti.
56) "	" " " "	Memorie.
57) Messina	R. Accademia Peloritana	Atti.
58) "	" "	350. Anniversario dell' Università.
59) Neapel	R. Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche	Atti.
60) "	" "	Rendiconti.
61) "	Zoologische Station	Mittheilungen.
62) Pisa	Società Toscana di Scienze Naturali	Atti: 1) Memorie.
63) "	" " " "	2) Processi verbali.
64) Rom	Laboratorio di Anatomia normale	Ricerche.
65) Turin	Archives Italiennes de Biologie.	
66) "	Archivio per le Scienze Mediche.	

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
67) Turin	R. Accademia delle Scienze	Memorie.
68) "	" "	Atti.
69) "	" "	Osservazioni meteorologiche.

## Frankreich.

70) Caen	Société Linnéenne de Normandie	Bulletin.
71) "	" "	Mémoires.
72) Marseille	Musée d'Histoire natur. (Zoologie)	Annales.
73) "	Faculté des Sciences	Annales.
74) "	Annales de l'Institut Colonial.	
75) Paris	Musée d'Histoire naturelle	Archives.
76) "	" "	Bulletins.
77) "	L'Année Biologique.	
78) "	Société de Biologie	Comptes Rendus.
79) "	Société zoologique de France	Mémoires.
80) "	" "	Bulletin.
81) "	Archives de Zoologie expérimentale.	

## Belgien.

82) Brüssel	Académie R. des Sciences, des Lettres et des Beaux Arts	Bulletins.
83) "	" "	Mémoires.
84) "	" "	Mém. couronnés (8°).
85) "	" "	Mém. cour. (4°).
86) "	" "	Annuaire.
87) "	Société entomologique	Annales.
88) "	" "	Mémoires.
89) Löwen	La Cellule.	
90) Lüttich	Archives de Biologie.	

## Holland.

91) Amsterdam	K. Akademie van Wetenschappen, Wis- en natuurkundige Afdeel.	Verhandelingen.
92) "	" "	Verslagen.
93) "	" "	Jaarboek.
94) 's Gravenhage	K. Natuurkundige Vereeniging in Nederlandsch-Indie	Tijdschrift.
95) Haarlem	Musée Teyler	Archives.
96) Leiden	Nederlandsche Dierkundige Ver- eeniging	Tijdschrift.
97) "	" "	Aanwinsten van de Bibliotheek.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
------	--	------------

## Großbritannien.

98)	Cambridge	Philosophical Society	Transactions.
99)	"	"	Proceedings.
100)	Dublin	R. Dublin Society	Economic Proceedings.
101)	"	"	Scientific
102)	"	"	" Trans- actions.
103)	Edinburgh	Royal Society	Transactions.
104)	"	"	Proceedings.
105)	"	R. Physical Society	Proceedings.
106)	London	Linnean Society	Transactions.
107)	"	"	Journal.
108)	"	"	Proceedings.
109)	"	R. Microscopical Society	Journal.
110)	"	Royal Society	Philosoph. Trans- actions.
111)	"	"	Proceedings.
112)	"	"	Record.
113)	"	"	List of Members.
114)	"	"	Year Book.
115)	"	"	Reports to the Ma- laria Committee.
116)	"	Zoölogical Society	Transactions.
117)	"	"	Proceedings.
118)	"	"	List of Fellows.
119)	"	Annals and Magazine of Natural History.	
120)	Oxford	Quarterly Journal of Microscopical Science.	

## Dänemark.

121)	Kopenhagen	K. Danske Videnskab. Selskab	Skrifter.
122)	"	"	Oversigt.

## Norwegen.

123)	Christiania	Norske Medicinske Selskab	Forhandlinger.
124)	"	"	Norsk Magazin.

## Schweden.

125)	Stockholm	Nordiskt Medicinskt Arkiv.	
126)	"	Svenska Läkare Sällskap	Hygiea.
127)	"	"	Förhandlingar.
128)	"	K. Svenska Vetenskaps-Akademie	Handlingar.
129)	"	"	Bihang.
130)	"	"	Öfversigt.
131)	"	"	Lefnadstecknin- gar.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
132) Upsala	Kongl. Vetenskaps societet	Nova Acta.
133)     "	Universität	Bulletin of the Geolog. Instit.
134)     "	"	Läkare Förenings Förhandlingar.
Rußland.		
135) Helsingfors	Finska Vetenskaps Societet	Acta.
136)     "	"     "     "	Ofversigt.
137)     "	"     "     "	Bidrag till Kän- nedom of Finn- lands Natur och Folk.
138)     "	"     "     "	Observations mé- téorolog.
139) Moskau	Société Impériale des Naturalistes	Bulletin.
140)     "	"     "     "	Nouveaux Mé- moires.
141) St. Petersburg	Comité géologique	Mémoires.
142)     "	"     "	Bulletin.
143)     "	Akademie der Wissenschaften	Bulletin.
144)     "	Institut Impér. de Médecine ex- périmentale	Archives.
Rumänien.		
145) Jassy	Société des Médecins et des Na- turalistes	Bulletin.
Nordamerika.		
I. Canada.		
146) Halifax	Nova Scotian Instit. of Science	Proceedings and Transactions.
147) Montreal	Royal Society of Canada	Proceedings and Transactions.
148) Ottawa	Geolog. and Nat. History Survey of Canada	Reports.
II. Vereinigte Staaten.		
149) Baltimore	Johns Hopkins University	Circulars.
150)     "	"     "     "     "     Bio- logical Laboratory	Memoirs.
151) Boston	Society of Natural History	Memoirs.
152)     "	"     "     "     "	Proceedings.
153)     "	"     "     "     "	Occasional Pa- pers.



Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
154) Cambridge	Mus. of Comparative Zoölogy	Memoirs.
155) "	" " " "	Annual Report.
156) "	" " " "	Bulletins.
157) "	The American Naturalist.	
158) Chicago	Academy of Sciences	Report.
159) "	" " "	Bulletin of the Geol. and Nat. Hist. Survey.
160) St. Louis	Missouri Botanical Garden	Annual Report.
161) New Haven	Connecticut Academy of Arts and Sciences	Transactions.
162) "	The American Journal of Science.	
163) Philadelphia	Journal of Comparative Medicine.	
164) "	Academy of Natural Sciences	Proceedings.
165) Rock Island	Augustana Library	Publications.
166) Tufts' College (Mass.)	Studies.	
167) Washington	U. S. National Museum	Bulletins.
168) "	" " "	Special Bulletins.
169) "	" " "	Proceedings.
170) "	Smithsonian Institution	Report.
171) "	U. S. Geological Survey	Bulletins.
172) "	" " "	Annual Reports.
173) "	" " "	Monographs.

## Südamerika.

## I. Chile.

174) Santiago	Deutscher wissensch. Verein	Verhandlungen.
175) "	Société scientifique du Chili	Actes.
176) "	Instituto de Higiene	Revista.
177) "	" " "	Boletin.

## II. Argentinien.

178) Córdoba	Academia Nacional de Ciencias	Boletin.
--------------	-------------------------------	----------

## III. Brasilien.

179) S. Paulo	Museu Paulista	Revista.
---------------	----------------	----------

## Australien.

180) Melbourne	Royal Society of Victoria	Proceedings.
181) "	" " " "	Transactions.
182) Sydney	Royal Society of New South Wales	Journal and Pro- ceedings.
183) "	" " " " " "	Abstracts of Pro- ceedings.
184) "	Linnean Soc. " " " "	Proceedings.
185) "	Australasian Association	Report.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
	Japan.	
186) Tokio	College of Science, Imperial University	Journal.
187) „	Medizinische Fakultät der K. Universität	Mitteilungen.

Von den Schriften der Gesellschaft erschienen im Jahre 1900:

1) Jenaische Zeitschrift, Bd. XXXIII oder N. F. Bd. XXVI Heft 3 u. 4 und Bd. XXXIV oder N. F. Bd. XXVII Heft 1—4.

2) Denkschriften: SEMON, Forschungsreisen, Heft 16 u. 17, oder Denkschriften, Bd. VI, 3 und VIII, 5.

### III. Kassenbericht.

Die Einnahmen betrugen 2062 M. 20 Pf. Dazu kommen 3000 M., die Herr Verlagsbuchhändler Dr. G. FISCHER in hochherziger Weise der Gesellschaft gestiftet hat.

Die Ausgaben betrugen 4836 M. 84 Pf.

Den vorhandenen Barmitteln steht eine größere, noch unbeglichene Schuld gegenüber, so daß das Vereinsjahr mit einem Fehlbetrag von etwa 500 M. abschließt.

Da die Veröffentlichung der durch „SEMON's Forschungsreisen“ begonnenen Denkschriftenbände ihrem Ende entgegengeht, ist zu hoffen, daß der Fehlbetrag im Laufe der beiden nächsten Jahre gedeckt werden wird.

### IV. Vorstand, Tauschkommission, Mitglieder.

Den Vorstand der Gesellschaft bildeten im Jahre 1900:

THEODOR ZIEHEN, I. Vorsitzender,  
ERNST HAECKEL, II. Vorsitzender und Kassenwart,  
MAX FÜRBRINGER, Herausgeber der Zeitschrift,  
KARL KONRAD MÜLLER, Bibliothekar.

Da Herr E. HAECKEL im Juli eine Forschungsreise antrat, legte er sein Amt nieder und Herr JOHANNES WALTHER wurde an seiner Stelle gewählt, der vom Oktober auch den Vorsitz führte, nachdem Herr ZIEHEN einem Rufe nach Utrecht folgte.

Die Tauschkommission wurde gebildet von dem Vorstand und den Herren GUSTAV FISCHER, ERNST STAHL, ADOLF WINKELMANN.

Zum I. Vorsitzenden für das Jahr 1901 wurde in der Schlußsitzung vom 14. Dezember

Herr GÄNGE

gewählt. Die anderen Mitglieder des Vorstandes wurden durch Zuruf wiedergewählt, so daß sich der Vorstand für das Geschäftsjahr 1901 folgendermaßen zusammensetzt:

CHRISTIAN GÄNGE, I. Vorsitzender,  
JOHANNES WALTHER, II. Vorsitzender und Kassenwart,  
MAX FÜRBRINGER, Herausgeber der Zeitschrift,  
KARL KONRAD MÜLLER, Bibliothekar.

Tauschkommission: der Vorstand, sowie die Herren G. FISCHER, E. STAHL, A. WINKELMANN.

Im Jahre 1900 hatte die Gesellschaft den Tod ihres ältesten Mitgliedes, Prof. Dr. HERMANN SCHÄFFER zu beklagen.

Außerdem schieden folgende Mitglieder aus:

Herr H. BRAUS,	Herr TH. PFEIFFER,
„ F. DANSAUER,	„ A. STEUER,
„ G. JONAS,	„ A. STRUBELL,
„ K. KRAUSE,	„ TH. ZIEHEN.

Neu aufgenommen wurden die Herren:

Dr. SIEDENTOPF,	Dr. ZSCHIMMER,
Assistenzarzt Dr. med. THOMÉ,	Oberstabsarzt Dr. med. FIEBIG,
Oberlandesgerichtsrat V. BÖRNGEN,	Dr. KÖHLER,
Privatdozent Dr. H. MATTHES,	Assistent Dr. GROSS,
Institutsdirektor BRAUCKMANN,	Privatdozent Dr. LEMMERMAN,
Privatgelehrter HEINRICH FRIESE,	prakt. Arzt Dr. med. BINDER.
Dr. HERMANN TÜRCK,	

Die Zahl der Mitglieder (Ehren-Mitglieder und ordentliche Mitglieder) am Schluß des Jahres 1900 beträgt mithin 100.

### Mitgliederverzeichnis.

Frühere Ehrenmitglieder waren:

	Jahr der Ernennung
KARL SCHIMPER († 1867)	1855
DIETRICH GEORG KIESER († 1862)	1857
LOUIS SORET († 1890)	1864
ALBERT VON BEZOLD († 1868)	1866
THOMAS HUXLEY († 1895)	1867
MATTHIAS JACOB SCHLEIDEN († 1881)	1878
OSKAR SCHMIDT († 1886)	1878
CHARLES DARWIN († 1882)	1878
FRANZ VON RIED († 1895)	1892

### I. Ehrenmitglieder.

1) CARL GEGENBAUR, Heidelberg	1873
2) OTTOMAR DOMRICH, Meiningen	1892
3) ERNST HAECKEL, Jena (1861)	1894
4) BERNHARD SIGISMUND SCHULTZE (1858)	1897

## II. Ordentliche Mitglieder.

		Jahr der Aufnahme
1) Prof. Dr. ERNST ABBE	Jena	1863
2) Prof. Dr. AMBRONN	"	1899
3) Prof. Dr. FELIX AUERBACH	"	1889
4) Prof. Dr. KARL VON BARDELEBEN, Hofrat	"	1873
5) Dr. HANS BERGER, Assistenzarzt	"	1898
6) Prof. Dr. WILHELM BIEDERMANN, Hofrat	"	1888
7) Dr. med. G. BINDER, prakt. Arzt	"	1900
8) Prof. Dr. OTTO BINSWANGER, Hofrat	"	1882
9) Dr. FRITZ BOCKELMANN, prakt. Arzt, Sanitätsrat	Rudolstadt	1875
10) Oberlandesgerichtsrat V. BÖRNGEN	Jena	1900
11) Institutsdirektor BRAUCKMANN	Wenigenjena	1900
12) WILHELM BUTZ, Realschuldirektor a. D.	Jena	1892
13) Dr. SIEGFRIED CZAPSKI, Fabrikleiter	"	1885
14) Prof. Dr. BERTHOLD DELBRÜCK	"	1885
15) Prof. Dr. WILHELM DETMER	"	1875
16) Prof. Dr. DOVE	"	1899
17) Prof. Dr. PAUL DUDEN	"	1894
18) Dr. HEINRICH EGGELING, Geh. Staatsrat, Univ.- Kurator	"	1887
19) Dr. GUSTAV EICHHORN, prakt. Arzt	"	1891
20) Prof. Dr. HERMANN ENGELHARDT, Med.-Rat	"	1888
21) Dr. med. FIEBIG, Oberstabsarzt	"	1900
22) Dr. GUSTAV FISCHER, Verlagsbuchhändler	"	1885
23) Prof. Dr. P. FRAISSE	"	1899
24) HEINRICH FRIESE, Privatgelehrter	"	1900
25) Prof. Dr. GOTTLÖB FREGE	"	1874
26) Prof. Dr. MAX FÜRBRINGER, Geh. Hofrat	"	1888
27) Dr. CHRISTIAN GÄNGE, Privatdozent	"	1875
28) Prof. Dr. AUGUST GÄRTNER, Geh. Hofrat	"	1886
29) Dr. ERNST GIESE, prakt. Arzt	"	1893
30) Prof. Dr. GEORG GÖTZ, Geh. Hofrat	"	1889
31) Dr. KARL GRAF, prakt. Arzt	"	1898
32) Dr. GROBER, Assistenzarzt	"	1899
33) Dr. GROHÉ, Assistenzarzt	"	1899
34) Dr. phil. GROSS	"	1900
35) Prof. Dr. FERDINAND GUMPRECHT, Med.-Rat	Weimar	1892
36) Prof. Dr. GUTZMER	Jena	1899
37) Dr. ERNST HERTEL, Privatdozent	"	1898
38) Dr. HEINRICH HILLMANN, Assistenzarzt	"	1898
39) Prof. Dr. JOHANNES KESSEL	"	1886
40) Prof. Dr. OTTO KNOPF	"	1889
41) Prof. Dr. LUDWIG KNORR	"	1889
42) RUDOLF KOCH, Bankier	"	1893
43) WILHELM KOCH, Bankier	"	1893



	Jahr der Aufnahme	
44) Dr. phil. KÖHLER	Jena	1900
45) Dr. KARL KOLESCH, Gymnasiallehrer	"	1891
46) Dr. O. KÜNNEMANN, Medizinalassessor	"	1895
47) Dr. LEMMERMANN, Privatdozent	"	1900
48) Prof. Dr. GOTTLÖB LINCK	"	1894
49) HERMANN MASER, Rechtsanwalt	"	1893
50) C. MATTHES, Stadtrat	"	1896
51) Prof. Dr. MAX MATTHES	"	1891
52) Dr. H. MATTHES, Privatdozent	"	1900
53) Prof. Dr. WILHELM MÜLLER, Geh. Hofrat	"	1865
54) Dr. KARL KONRAD MÜLLER, Direktor d. Univ.-Bibl.	"	1891
55) Dr. MAX PAULY, Fabrikdirektor a. D.	"	1897
56) ERNST PEEIFFER, Institutsdirektor	"	1887
57) ERNST PILTZ, Institutslehrer	"	1893
58) GOTTH. PRÜSSING, Fabrikdirektor	"	1890
59) Dr. KARL PULFRICH	"	1891
60) Dr. PAUL RABE, Privatdozent	"	1899
61) Prof. Dr. BERNHARD RIEDEL, Geh. Med.-Rat	"	1889
62) Dr. PAUL RIEDEL	"	1893
63) Prof. Dr. RIENSTHAL	"	1897
64) Dr. LEO SACHSE, Gymnasialprofessor a. D.	"	1876
65) Dr. OTTO SCHOTT, Fabrikleiter	"	1882
66) Dr. MORITZ SCHULTESS, Stabsarzt	"	1896
67) PAUL SCHULTZE, Oberinspektor	"	1879
68) Dr. LEO SCHULTZE, Privatdozent	"	1899
69) Prof. Dr. FRIEDRICH SCHULZ	"	1898
70) Prof. Dr. MORITZ SEIDEL, Geh. Med.-Rat	"	1864
71) Prof. Dr. SETTEGAST	"	1896
72) Dr. LUCAS SIEBERT, prakt. Arzt, Med.-Rat	"	1881
73) Dr. SIEDENTOPF	"	1900
74) Prof. Dr. FELIX SKUTSCH	"	1884
75) Prof. Dr. ERNST STAHL	"	1881
76) Prof. Dr. RODERICH STINTZING, Hofrat	"	1890
77) Dr. HEINRICH STÖY, Privatdozent, Institutsdirektor	"	1877
78) Prof. Dr. RUDOLF STRAUBEL	"	1894
79) Dr. R. TEUSCHER, Arzt, Privatgelehrter	"	1873
80) Prof. Dr. JOHANNES THOMAE, Geh. Hofrat	"	1879
81) Dr. med. THOMÉ, Assistenzarzt	"	1900
82) Prof. Dr. AUGUST THON, Geh. Justizrat	"	1896
83) Dr. phil. H. TÜRCK	"	1900
84) Prof. Dr. MAX VERWORN	"	1891
85) AUGUST VOGT, Landkammerrat	"	1897
86) Prof. Dr. AUGUST WAGENMANN	"	1892
87) Prof. Dr. JOHANNES WALTHER	"	1886
88) Dr. WEINERT, prakt. Arzt	"	1897
89) FRIEDRICH WIEGMANN, Apotheker	"	1893

		Jahr der Aufnahme
90)	Prof. Dr. ADOLF WINKELMANN, Geh. Hofrat	Jena 1886
91)	WILHELM WINKLER, Privatgelehrter	„ 1887
92)	Prof. Dr. ADOLF WITZEL	„ 1893
93)	Prof. Dr. LUDWIG WOLFF	„ 1892
94)	Prof. Dr. HEINRICH ERNST ZIEGLER	„ 1898
95)	Dr. ZSCHIMMER	„ 1900
96)	Dr. RICHARD ZSIGMONDY	„ 1897

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

# Die Spiele der Menschen.

Von

**Karl Groos,**

Professor der Philosophie in Basel.

1899. Preis: brosch. 10 Mark, gebunden 11 Mark.

Pädagog. Blätter, 1899, Heft 6:

Alles in allem hat der Verfasser ein Werk geboten, das das Interesse aller Psychologen, Eltern und berufsmässigen Erzieher in höchstem Masse zu erregen imstande ist. Auch diejenigen, die die Kindheit und die Welt des schönen Scheins, in der sie lebt, nicht mit den Augen des modernen Entwicklungstheorikers anzuschauen gewöhnt sind, werden dem Verfasser das unbestreitbare Verdienst zuerkennen müssen, diese Welt in eine Beleuchtung gerückt zu haben, die für die Erkenntnis ihres Wesens manches Dunkel aufhellt.

## Die Entwicklung der Biologie im 19. Jahrhundert.

Vortrag auf der Versammlung deutscher Naturforscher zu Aachen  
am 17. September 1900 gehalten von

**Oscar Hertwig,**

Direktor des anatomisch-biologischen Instituts der Berliner Universität.

Preis: 1 Mark.

---

## Lehrbuch der Zoologie.

Von

**Dr. Richard Hertwig,**

o. ö. Prof. d. Zoologie u. vergl. Anatomie a. d. Univ. München.

===== **Fünfte umgearbeitete Auflage.** =====

Mit 570 Abbildungen im Text.

1900. Preis: 11 Mark 50 Pf., geb. 13 Mark 50 Pf.

---

## Studien

über den

## Milchsaft und Schleimsaft der Pflanzen.

Von

**Prof. Dr. Hans Molisch,**

Vorstand des pflanzenphysiologischen Instituts der deutschen Universität Prag.

Mit 33 Holzschnitten im Text.

Preis: 4 Mark.

---

## Die Reizleitung

und die

## reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen.

Von **Dr. B. Němec,**

Privatdozent der Botanik an der k. k. böhmischen Universität in Prag.

Mit 3 Tafeln und 10 Abbildungen im Text.

Preis: 7 Mark.

# Oswald Weigel, Leipzig, Königsstrasse 1.

Special-Antiquariat für naturwissenschaftliche Literatur.

Kataloge gratis und franko.

- N. F. 87. **Geologie, Palaeontologie, Mineralogie** (Bibl. F. v. Hauer). 4947 Nummern.  
„ 92. **Mathematik, Astronomie, Physik, Chemie**. 964 Nummern.  
„ 93. **Zoologie** (incl. Palaeozoologie). 5380 Nummern.  
„ 94. **Philosophie, Paedagogik**. 1985 Nummern.  
„ 95–97. **Botanik** (Bibl. O. Boeckeler, J. Lange, J. Forssell).  
95. Phanerogamae Florae. 3889 Nummern. — 96. Botanica historica, generalis et systematica. 1872 Nummern. — 97. Cryptogamae. 2277 Nummern.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

## Die moderne Weltanschauung und der Mensch.

Sechs öffentliche Vorträge

von

**Dr. phil. Benjamin Vetter,**

Prof. an der kgl. sächs. technischen Hochschule zu Dresden. † 2. Januar 1893.

Mit einem Vorwort von Prof. Dr. Ernst Haeckel in Jena.

Dritte Auflage. 1901. Preis: steif broschiert 2 Mark, gebunden 2 Mark 50 Pf.

Internationale Literaturberichte, Leipzig, 14. Mai 1896.

„Klar und wahr“ möchte ich diesen 6 Vorträgen des der Wissenschaft zu früh entrissenen Professor Vetter aufs Titelblatt schreiben. Sie sind das Glaubensbekenntnis eines Naturforschers, der fest überzeugt ist von der Wahrheit der modernen naturwissenschaftlichen Weltanschauung. Solche Bücher bekommt man nicht alle Tage zu lesen. Man legt sie aber auch nicht nach einmaligem Lesen aus der Hand, sondern greift immer wieder danach und freut sich an dem schönen Seelenfrieden des Verfassers. Jeder Leser schliesst sich sicherlich den Worten Ernst Haeckels an, der eine Vorrede zu diesem letzten Werke seines begabten Schülers geschrieben hat. „Möge der wertvolle und wohlgeformte Baustein, welchen Benjamin Vetter in diesen Vorträgen zum Ausbau der einheitlichen modernen Weltanschauung geliefert hat, nicht allein seinen Zweck erfüllen, sondern auch ein bleibender Denkstein für ihn selbst bleiben, eine schöne Erinnerung an die wissenschaftliche Ueberzeugungstreue und den lauternden Charakter des edlen und feinfühlenden Naturforschers.“

Victor Jungmann.

## Studien über die Narkose,

zugleich ein Beitrag zur allgemeinen Pharmakologie.

Von **Dr. Overton,**

Privatdozent der Biologie und Assistent der Botanik a. d. Universität Zürich.

Preis: 4 Mark 50 Pf.

## Beitrag zur Systematik und Genealogie der Reptilien.

Von **Max Fürbringer.**

Preis: 2 Mark 50 Pf.

Diesem Hefte liegt ein Prospekt der Verlagshandlung über „Chun, Aus den Tiefen des Weltmeeres“ bei.

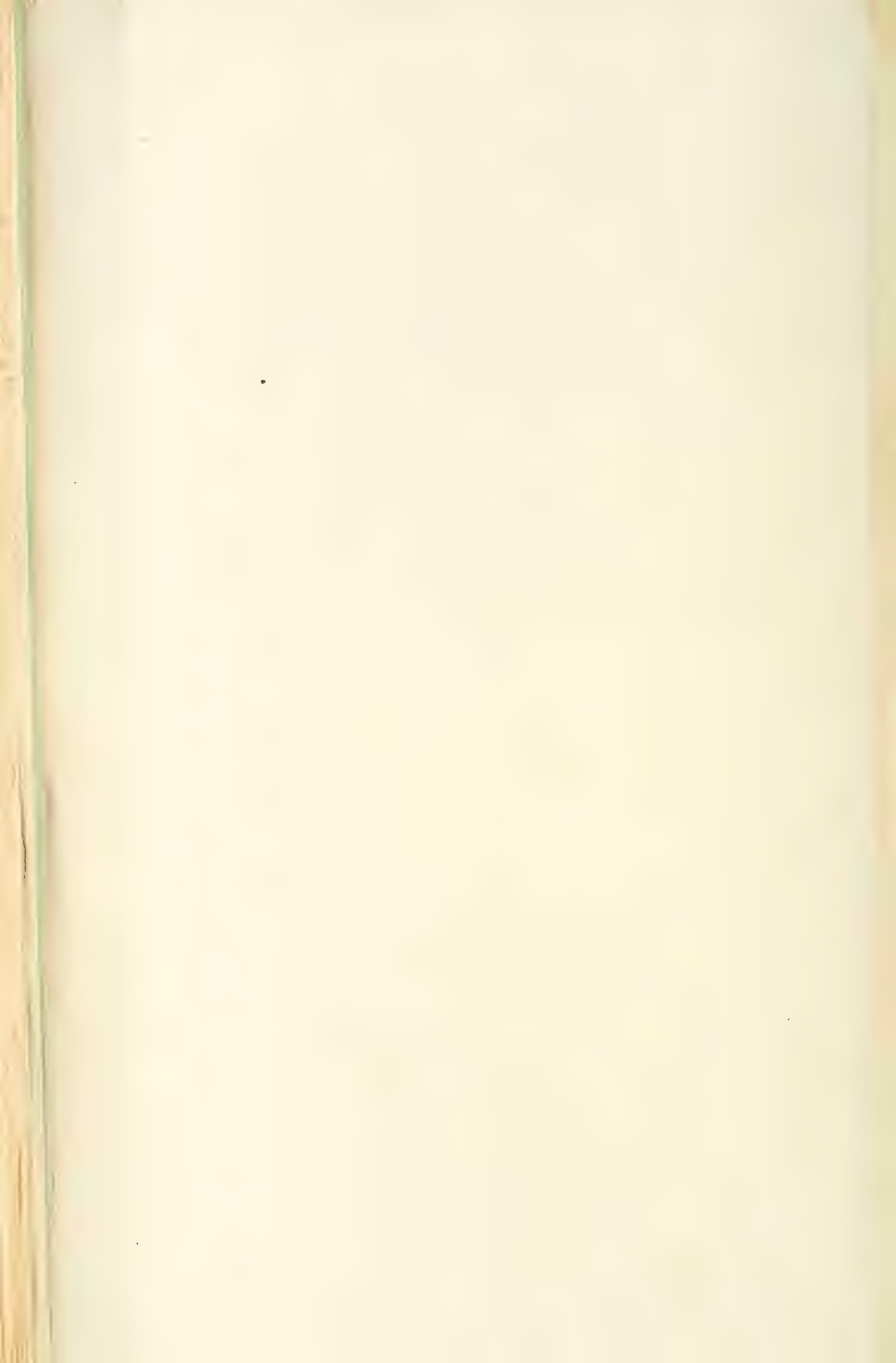
Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2177













10

11

12

13

14

15

16

17

18



13



14



15



16



17



18



19



20

















57

57

58

59

60



61

62

63

64

65

66



67

68

69

70





74

75

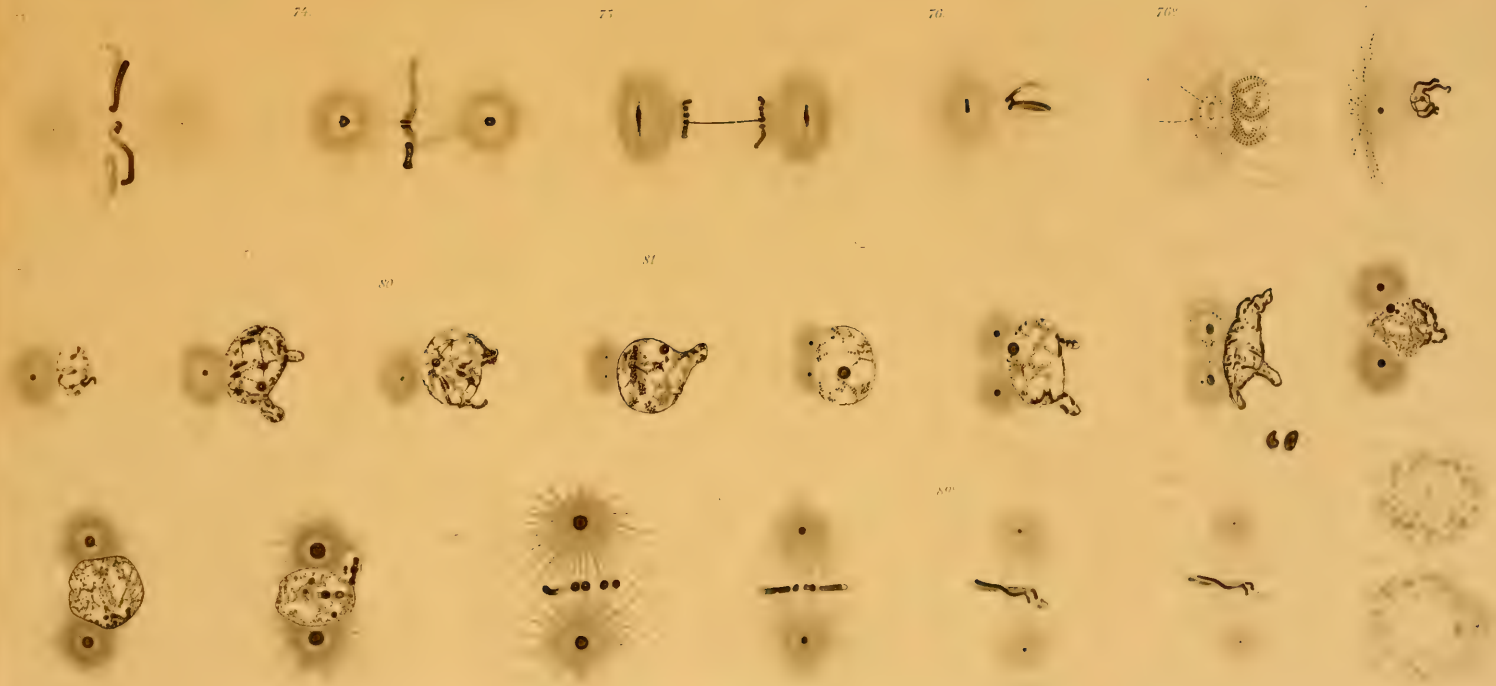
76

76a

80

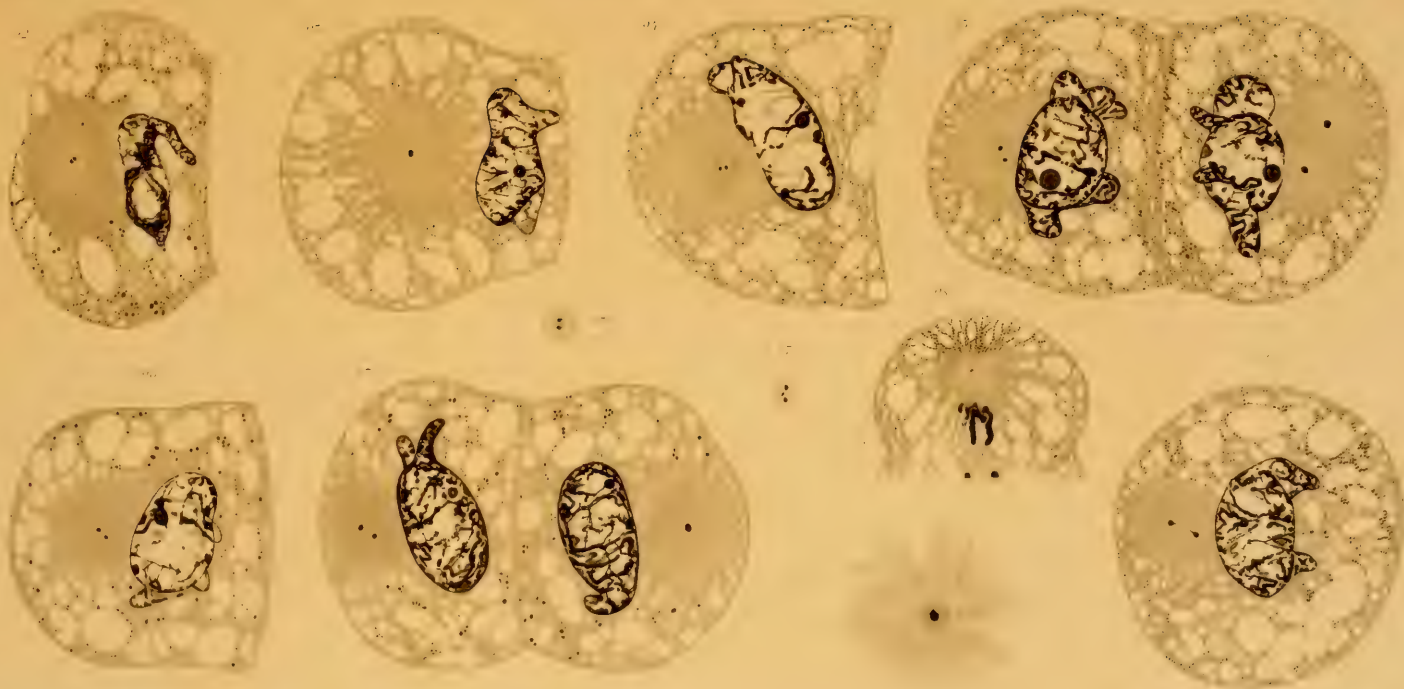
81

80b







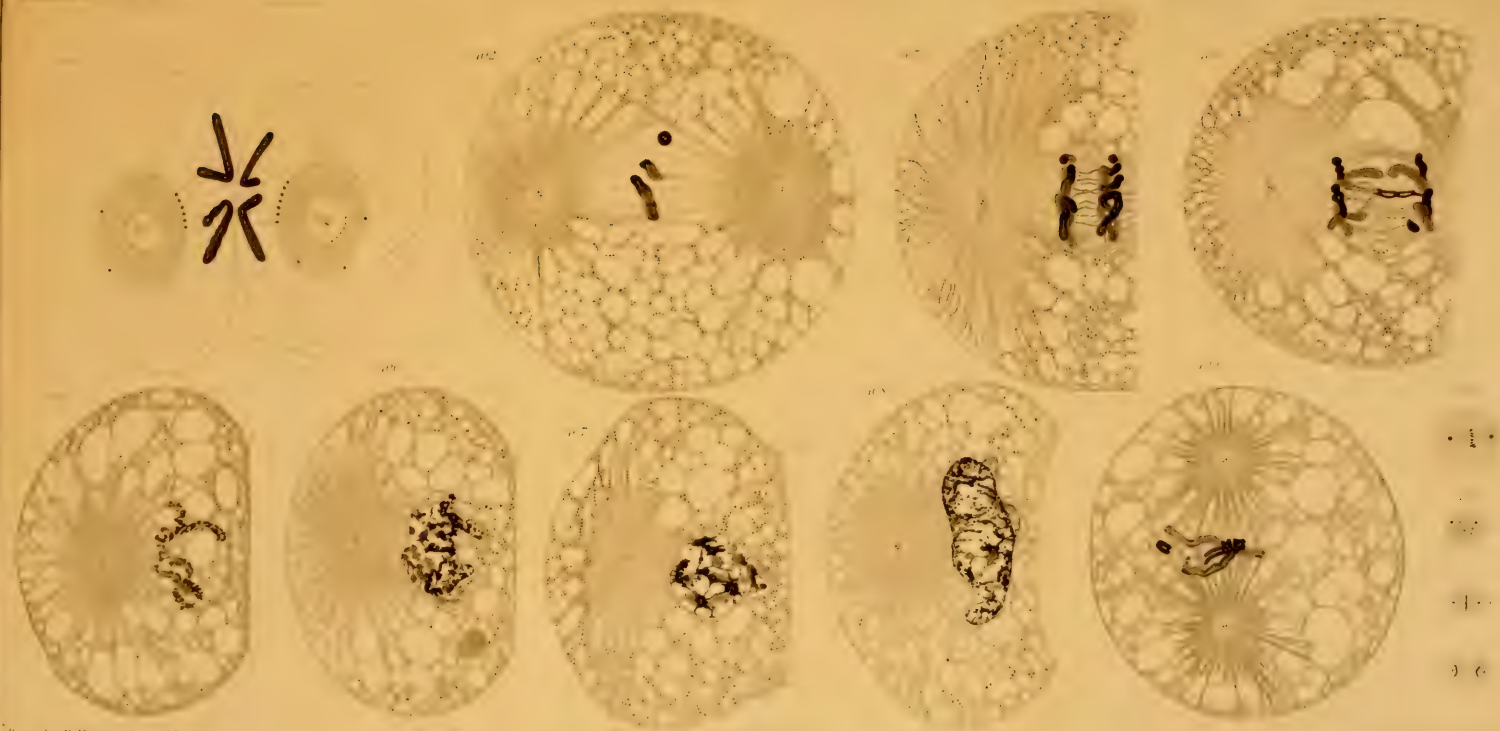






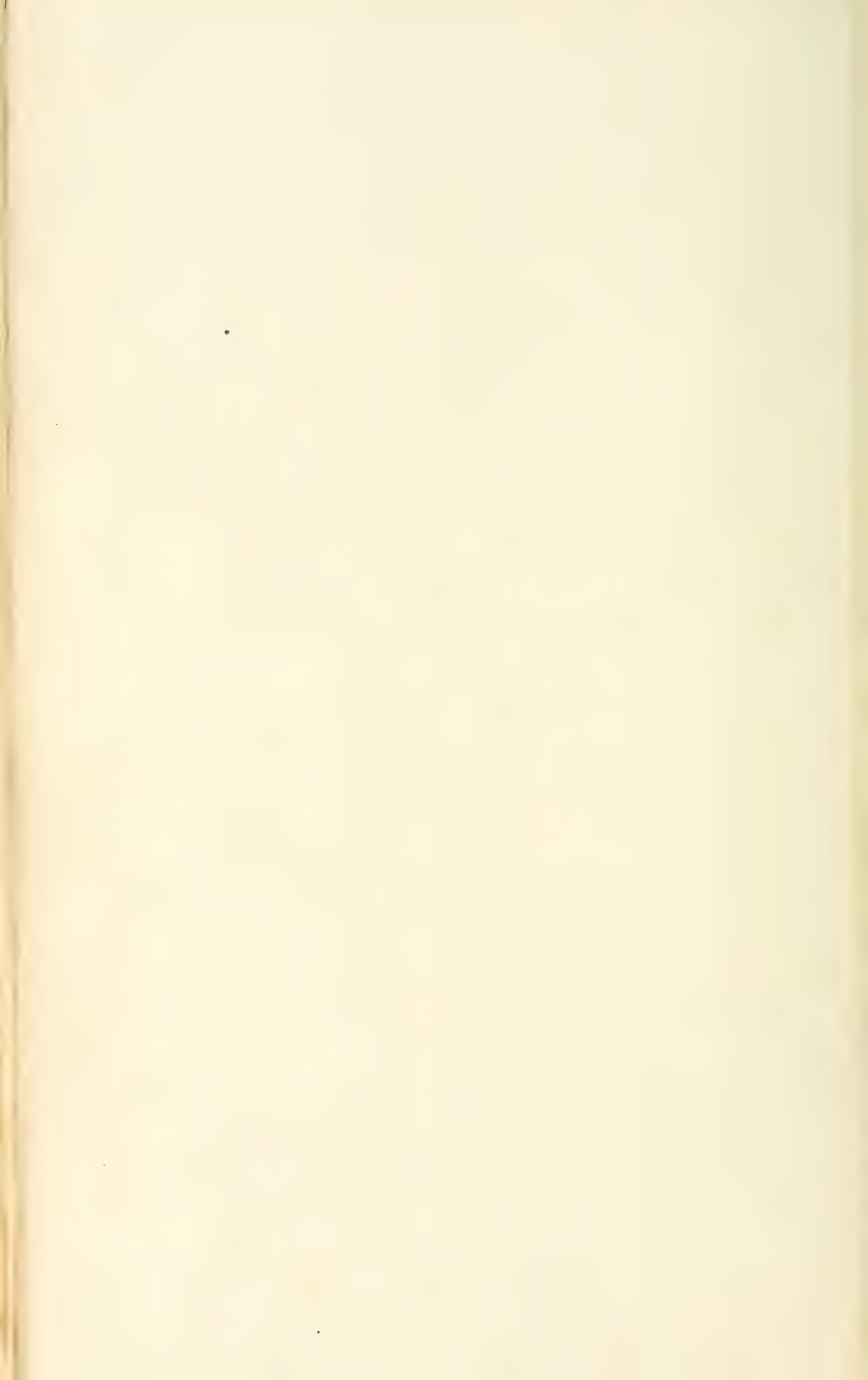














1.

g w

KZ

2.

libr E

pe...

rr'

adv.w.

ap.d

pe

v.e.

3.

4.

ap.d.

adv.w.

rr'

KZ

pe













Fig. I. Visceral-Ende eines Herzens von *Salpa Africana-maxima* (gen. cat.)

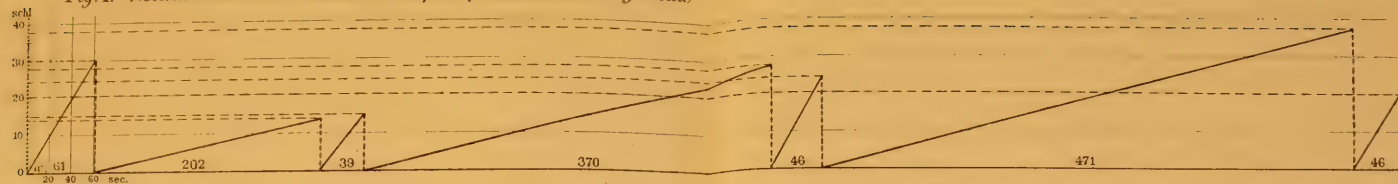


Fig. II. Visceral-Ende eines Herzens von *Cyclosalpa pinnata* (gen. sol.)

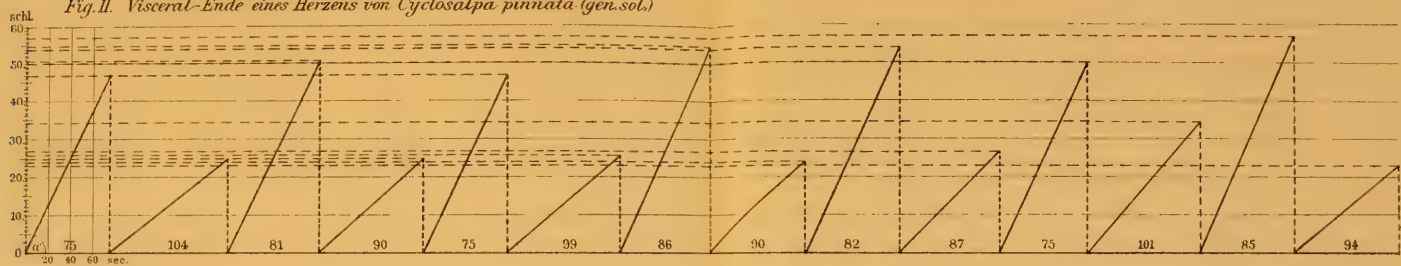
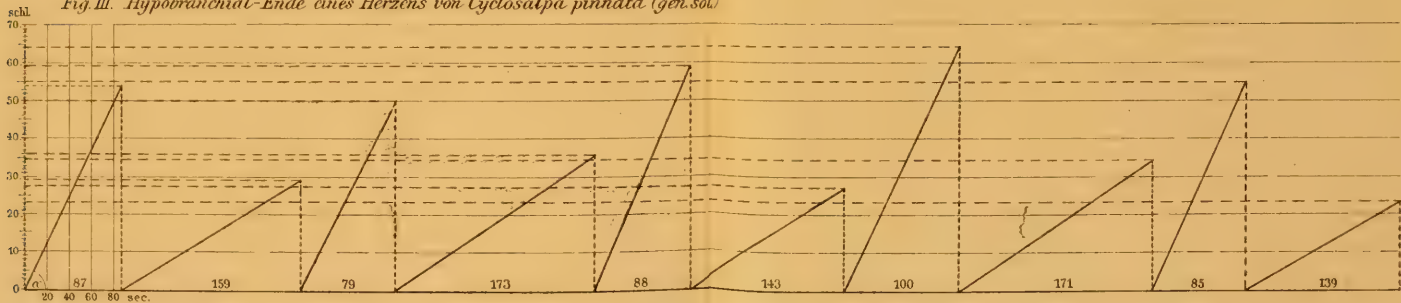


Fig. III. Hypobranchial-Ende eines Herzens von *Cyclosalpa pinnata* (gen. sol.)



Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. K. Wesner, Jena.

Graphische Darstellung der Pulsfrequenz-Schwankungen bei gegenseitig unabhängiger Thätigkeit der beiden Ausschlaggebenden Reiz-Centren des Salpenherzens.





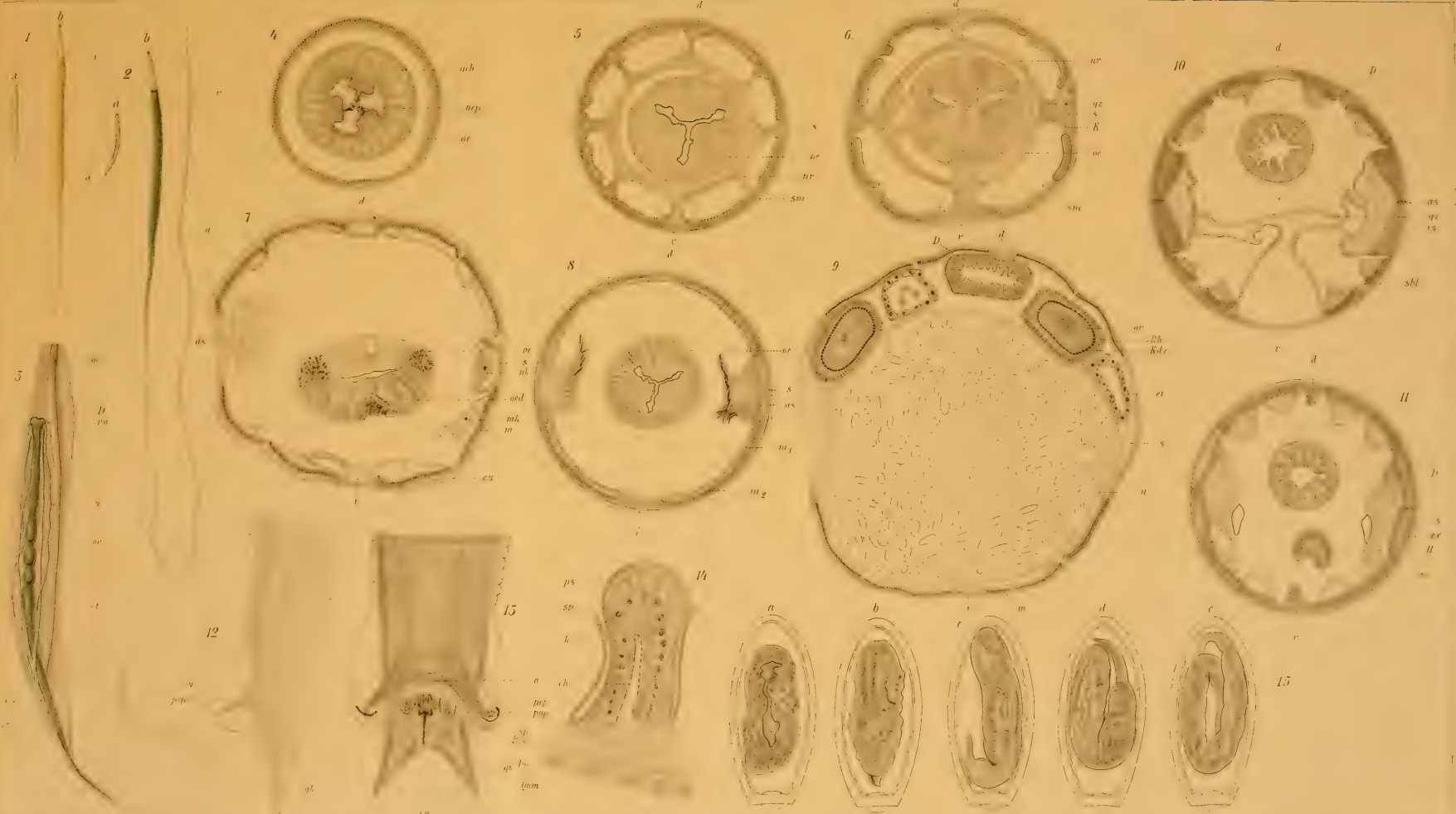










Fig. 18



Fig. 20



Fig. 27



Fig. 19



Fig. 21

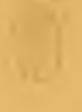


Fig. 22



Fig. 23



Fig. 29



Fig. 34

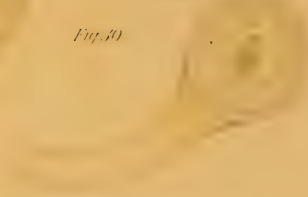


Fig. 30

Fig. 24

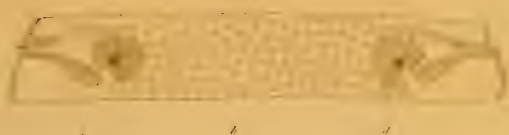


Fig. 31



Fig. 32



D



Fig. 25



Fig. 26



Fig. 26



Fig. 33



E





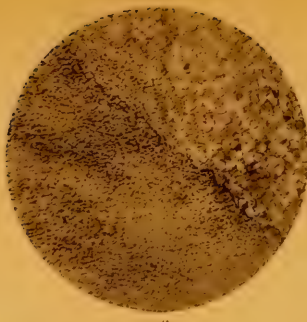




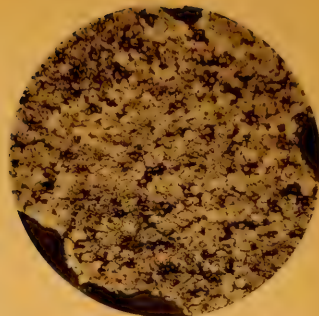




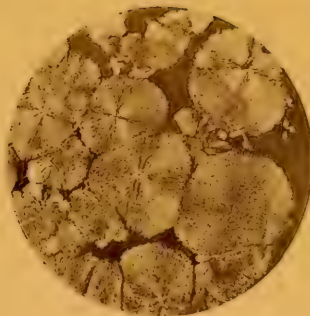
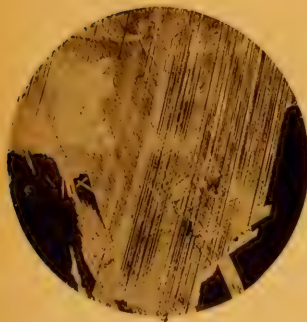
1



2



3



5



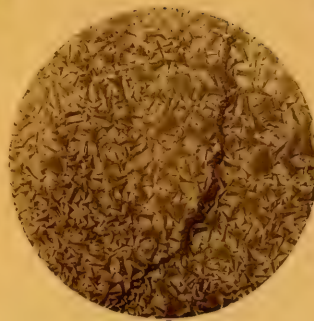
6



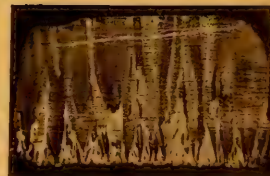
10



8



7



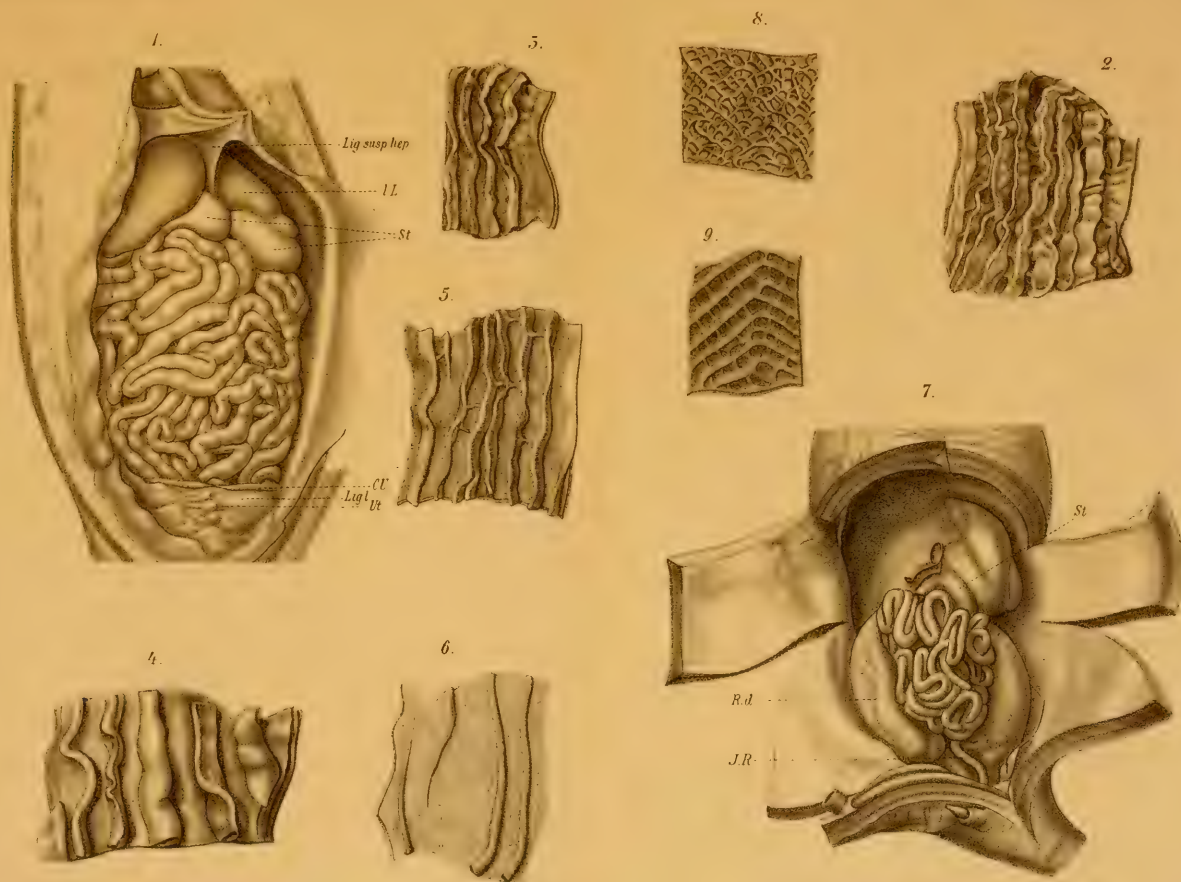
9









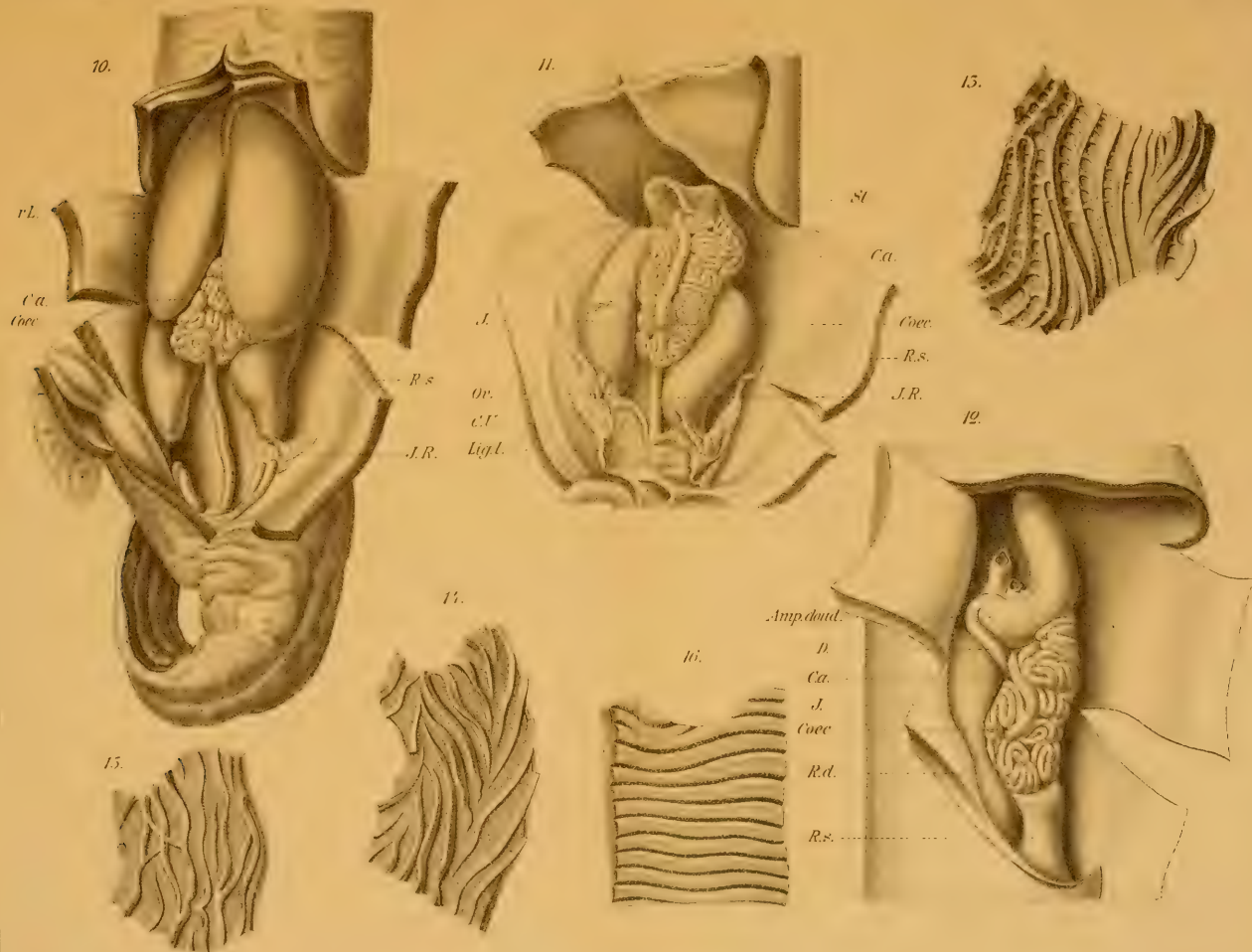












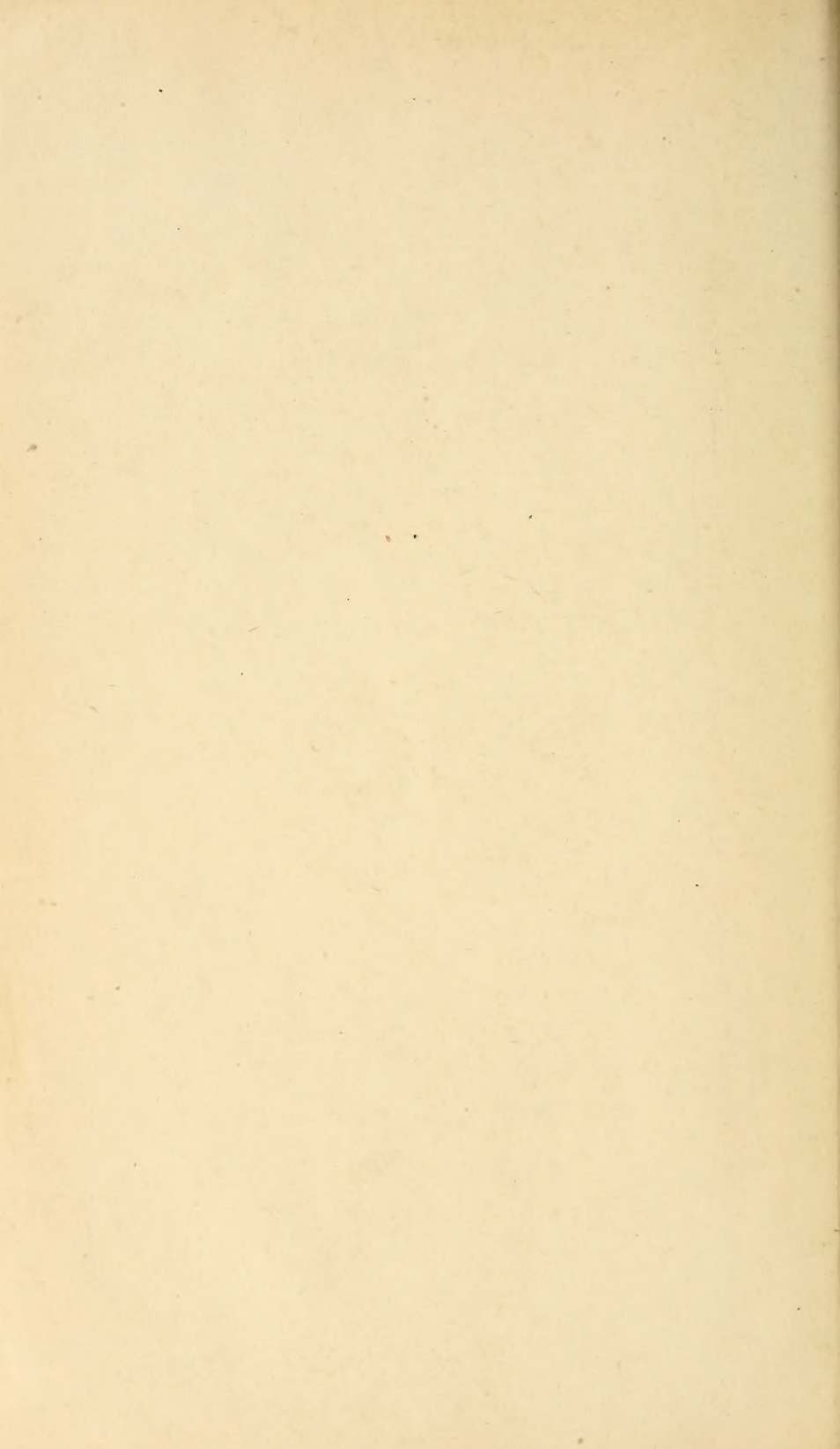














3 2044 106 263 080



